

ANATOMIE DU MEMBRE ANTÉRIEUR  
CHEZ UN CHIROPTÈRE MOLOSSIDÉ  
(*TADARIDA* SP.) DU STAMPIEN DE CÉRESTE  
(ALPES-DE-HAUTE-PROVENCE)

par  
Bernard SIGÉ

SOMMAIRE

	page
Résumé (allemand, anglais, français) .....	2
Introduction .....	3
Description .....	4
— Humérus .....	5
— Radius .....	6
— Cubitus .....	7
— Carpe .....	8
— Main .....	10
— Dimensions .....	16
Comparaisons et discussion	
— Attribution à la famille des Molossidae .....	18
— Comparaisons paléontologiques .....	18
— Discussion du chiroptère de Céreste au sein du genre <i>Tadarida</i> .....	24
— Comparaison avec les formes actuelles <i>Tadarida teniotis</i> et <i>Eumops perotis</i> ..	26
Conclusions .....	33
Remerciements .....	35
Bibliographie .....	36
Planche .....	hors-texte

*Palaeovertebrata*, Montpellier, 1971, 4: 1-38, 9 fig., 1 pl.

(Accepté le 22 mai 1970; publié le 1<sup>er</sup> janvier 1971)

## RÉSUMÉ

Der Arm einer Fledermaus der Gattung *Tadarida* (Molossidae) aus dem stampischen Fundort Céreste ist das Objekt einer ausführlichen osteologischen Beschreibung. Diese Lokalität des oligozänen Beckens von Apt-Forcalquier war bisher durch seine Fische, Pflanzen und Insekten bekannt.

Ein Vergleich mit den miozänen Arten *T. stehlini* von den Fundorten Saint-Gérand und *T. sp.* von Württemberg, sowie mit den rezenten Arten *T. teniotis* und *Eumops perotis* hat keine eindeutigen morphologischen Unterschiede ans Licht gebracht, was für diese Gattung eine ausgezeichnete Konstanz beweist, die aber für Chiropteren nicht aussergewöhnlich erscheint. Die Art von Céreste besitzt jedoch primitivere Flügel-Proportionen gegenüber denjenigen der aquitanischen Art von Saint-Gérand.

Einige Betrachtungen über die besonderen Beziehungen der Ökologie der Molossiden und die Art ihrer Fossilisation, die oft mit der lakustrischen Fazies zusammenhängt, werden angestellt.

The present study describes in detail the anterior limb osteology of a molossid chiropteran of the genus *Tadarida*, from Céreste, a Stampian locality in the Apt-Forcalquier Oligocene basin already known for its fishes, plants and insects.

A comparison with the Miocene forms *T. stehlini* from Saint-Gérand localities and *T. sp.* from Württemberg, also with the recent forms *T. teniotis* and *Eumops perotis*, does not show any clear morphological differences between the Tertiary and Recent *Tadarida*, indicating a rather noticeable anatomical stability, not exceptional indeed among Chiropterans. The Céreste fossil exhibits however slightly primitive wing proportions if compared to the Saint-Gérand Aquitanian species.

Several remarks deal with the peculiar relationships between the ecology of the molossids and their kind of fossilisation, frequently associated with sedimentary facies of the lacustrine type.

La présente étude donne la description ostéologique détaillée d'un membre antérieur de chiroptère molossidé du genre *Tadarida*, provenant du gisement stampien de Céreste, localité du bassin oligocène d'Apt-Forcalquier précédemment connue pour ses poissons, plantes, et insectes.

Une comparaison avec les formes miocènes *T. stehlini* des gisements de St-Gérand et *T. sp.* du Württemberg, de même qu'avec les formes récentes *T. teniotis* et *Eumops perotis*, ne montre pas de différences morphologiques nettes entre les *Tadarida* tertiaires et actuels, ce qui témoigne pour ce genre d'une stabilité anatomique assez remarquable, non exceptionnelle il est vrai chez les chiroptères. La forme de Céreste possède toutefois des proportions de l'aile légèrement primitives par rapport à celles de l'espèce aquitanienne de St-Gérand.

Quelques considérations ont trait aux rapports particuliers de l'écologie des molossidés et de leur mode de fossilisation, fréquemment lié à des faciès sédimentaires de type lacustre.

Adresse de l'auteur: Bernard StGÉ, Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8, rue Buffon, 75 - Paris (5<sup>e</sup>).

## INTRODUCTION

Les calcaires feuilletés qui affleurent au Sud de Céreste (Alpes-Hte-Provence, anciennement Basses-Alpes), exploités de longue date en différents points, ont livré des poissons, décrits par Sauvage (1880) sous les noms de *Smerdis macrurus*, *Prolebias goreti*, et *Enoplophthalmus schlumbergeri*, une flore abondante, qu'a fait connaître de Saporta (1891), une riche faune d'insectes, étudiée par Théobald (1937), des plumes d'oiseaux, ainsi que des mollusques et des coprolithes. Sauvage (*l. c.*) a donné un bref historique des plus anciennes découvertes dans cette localité.

Les niveaux fossilifères considérés sont attribués au Sannoisien dans la carte géologique au 1/50.000° (feuille de Reillanne, Calcaire de Montfuron, g2a), au Stampien dans la carte géologique au 1/80.000° (feuille de Forcalquier, 3<sup>e</sup> édition, Calcaire en plaquettes supérieur, m<sub>11</sub>). Des précisions stratigraphiques utilisables, intéressant la région située immédiatement à l'Est de Céreste, sont fournies par l'étude de J.-P. Destombes (1962) sur le bassin oligocène de Manosque-Forcalquier. Par référence à cet ouvrage, les niveaux fossilifères considérés se situent à la partie supérieure des « Calcaires en plaquettes supérieurs », représentant eux-mêmes dans leur totalité le Stampien inférieur. Cette dernière acception, susceptible d'être précisée dans l'avenir, sera reconduite dans la présente étude.

De l'Oligocène de Céreste provient par ailleurs un mammifère artiodactyle, rapporté à l'espèce *Brachyodus porcinus* (GERVAIS) par Depéret et Douxami (1902, p. 45, fig. 3). Ces auteurs ne donnent aucune précision sur le lieu d'origine du fossile. Suite au travail de Schaub (1948), l'espèce considérée, d'âge aquitainien, doit être désignée *Elomeryx minor* (DEP.), et distinguée de l'espèce stampienne de plus grande taille *E. borbonicus* (GERVAIS). Les pièces recueillies à Céreste présentant des dimensions intermédiaires, il ne paraît guère possible de les attribuer de façon décisive à l'une ou l'autre espèce, ni de les rapporter à un niveau stratigraphique précis. La nature lithologique des calcaires feuilletés à poissons et plantes, la faible densité des fossiles terrestres qui s'y rencontrent (feuilles, plumes, insectes), et la position relativement peu élevée de ces couches dans l'Oligocène indiquent que l'origine de l'*Elomeryx minor* ? ne peut être recherchée dans ces niveaux, mais vraisemblablement dans les terrains plus récents qui leur sont superposés vers le Nord.

Voici quelques années, le Dr. J. Braillon fit la découverte, dans les niveaux à plantes de Céreste, d'un fragment de squelette de chauve-souris. Cette pièce (CB. CRT. M1), objet de la présente étude, a été trouvée dans le talus de la route reliant les localités de Céreste et de Vitrolles, à l'endroit coïncidant sur la carte géologique au 1/50.000° avec la limite commune des terrains g2a et g2b (x = 862,45; y = 176,75; z = 460).

Le chiroptère considéré ci-dessous constitue l'unique mammifère signalé jusqu'à présent dans les couches à plantes de Céreste.

## DESCRIPTION

Le fossile (Pl., fig. 1; Fig. 1) consiste en un membre antérieur gauche fléchi, en vue postérieure, comportant une partie distale de l'humérus, l'avant-bras, le carpe, les cinq doigts, ainsi que des traces de la membrane alaire.

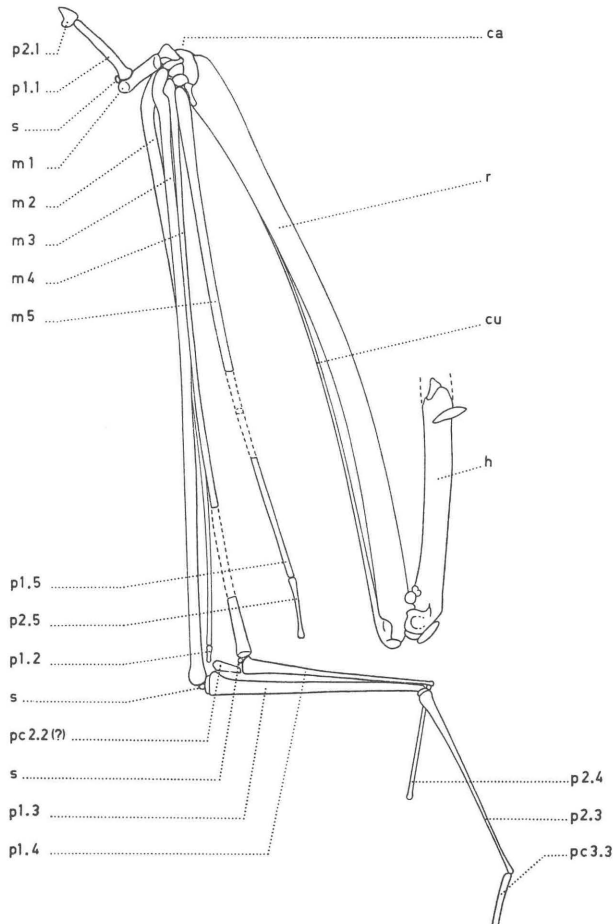


FIG. 1. — CB.CRT.M 1 (Céreste) : *Tadarida* sp. Membre antérieur gauche fléchi;  $\times 2,07$ . Vue postérieure.

(ca : carpe; cu : cubitus; h. : humérus; m 1, m 2, etc. : 1<sup>er</sup> métacarpien, 2<sup>e</sup> métacarpien, etc.; p 1-1, p 2-2, etc. : 1<sup>re</sup> phalange du 1<sup>er</sup> doigt, 2<sup>e</sup> phalange du 2<sup>e</sup> doigt, etc.; pc : phalange cartilagineuse; r : radius; s : sésamoïde).

Le nombre des os visibles sur le spécimen atteint 29, sésamoïdes compris. La pression ayant accompagné la fossilisation a provoqué l'éclatement longitudinal des os longs. Quelques pièces de petite taille manquent, ou sont incomplètes. Dans l'ensemble, cependant, les différents éléments ostéologiques restent en connexion; les rapports des os carpiens eux-mêmes n'apparaissent que faiblement altérés. Le fossile bénéficie donc d'un remarquable état de conservation, et autorise des observations détaillées.

Il se trouve à la surface d'une plaquette de calcaire varvé se délitant en feuillets très fins. La même plaque, à la hauteur du poignet de la chauve-souris, porte l'empreinte d'un poisson de petite taille, reconnu par M. H. Cappetta comme *Prolebias* indet.

### **Humérus** (Pl., fig. 2; Fig. 2).

Cet élément est vu par la face postérieure (face externe sur l'humérus des mammifères non chiroptères). La partie conservée de l'os représente vraisemblablement les trois-quarts de la longueur totale. La diaphyse, aplatie, porte deux lignes de fracture longitudinales, qui confluent dans la région distale. Le corps de l'os apparaît sensiblement rectiligne et robuste.

L'épiphyse distale présente au premier plan la région épicondylienne. Celle-ci constitue un rebord circulaire développé dans un plan transversal, faisant saillie vers le bas, vers l'extérieur, et vers le haut. Dans cette dernière direction, le rebord épicondylien comporte du côté externe une petite apophyse arrondie, et du côté interne se trouve relié au corps diaphysaire par une très brève crête longitudinale. Cette face postérieure de la palette humérale, région d'insertion des muscles épicondyliens (*extensores carpi radiales longus* et *brevis*; *supinator*), porte en son centre une dépression arrondie, large et profonde. La partie visible du bord interne de l'épiphyse apparaît grossièrement rectiligne, oblique du dedans et du haut vers le dehors et le bas. Une légère saillie s'observe à l'endroit où ce bord interne rejoint le corps diaphysaire. Immédiatement au-dessous du bord inférieur de l'épicondyle se distingue une région osseuse arrondie, qui représente le versant postérieur du condyle *s. s.* (1).

(1) L'acceptation au sens étroit du terme condyle s'accorde avec celle définie récemment par Jullien (1969). Ce dernier montre en effet que les concepts de condyle et de trochlée ne se correspondent pas exactement chez les auteurs qui ont étudié le coude des chauves-souris. Le grief fait à cette occasion à Maisonneuve (1878) semble excessif. L'interprétation du condyle de l'humérus paraît effectivement contestable sur la figure fournie par celui-ci (Pl. IV, fig. XVI), ainsi que dans le texte relatif au rôle des surfaces articulaires proximales du radius (p. 72), élément qu'on ne peut reprocher à Maisonneuve d'avoir négligé. Mais le texte concernant l'humérus donne pour le distum (p. 69) une interprétation de détail répondant clairement aux exigences d'homologie prises en considération par Jullien. Maisonneuve y souligne notamment le rôle partiellement articulaire de l'épicondyle, ce qui implique une définition satisfaisante du condyle proprement dit.

En fait, on peut reconnaître deux grands types de structure du coude chez les chiroptères :

— L'un, généralisé, apparemment primitif dans cet ordre de mammifères, se rencontre chez la plupart des groupes, mégachiroptères et nombreuses familles de microchiroptères. C'est en particulier le type présenté par les Palaeochiropterygoidea du Lutétien de Messel (Russell et Sigé, 1970). Ses caractéristiques résident essentiellement dans la présence d'un

L'épiphyse distale de l'humérus est en connexion anatomique avec le radius et divers os sésamoïdes du coude, en particulier la rotule cubitale.

### Radius (Pl., fig. 2-3; Fig. 2-3).

L'élément principal de l'avant-bras possède une diaphyse aussi robuste que celle de l'humérus, et qui porte également, par suite de l'écrasement, des lignes de fracture longitudinales. Pour cette raison, le diamètre minimum de la diaphyse et par suite l'indice de robustesse de l'os ne peuvent être appréciés avec une exactitude suffisante. Le corps présente une nette courbure; dans la position de flexion du membre, celle-ci tourne sa concavité vers l'extérieur. La courbure est maximum dans la région du tiers proximal de l'os, et correspond à un angle d'environ 165°. La partie diaphysaire distale reste à peu près rectiligne.

L'épiphyse proximale, en connexion d'une part avec l'humérus, d'autre part avec le cubitus, montre sa face postérieure, simple, régulièrement et faiblement bombée, accidentellement déprimée dans sa partie médiane. Le bord postérieur du plateau articulaire permet d'apprécier l'inclinaison générale de celui-ci, à 45° environ vers l'intérieur, sur l'axe diaphysaire proximal. Ce même bord, bien que légèrement endommagé, ne paraît pas avoir présenté d'épaississement caractérisé. Dans sa région présentement interne (externe si l'on se réfère à l'orientation du membre en extension) s'observe toutefois une petite surface triangulaire faiblement surélevée.

L'épiphyse distale présente la région postérieure de sa face d'extension, endommagée par quelques brisures et enfoncements légers. La partie visible du bord distal décrit grossièrement une courbe tournant sa concavité vers le dehors (vers l'avant et le bas dans la position d'extension). Du côté tout à fait postérieur et en saillie par rapport à l'épiphyse se développe une petite portion osseuse grêle, allongée longitudinalement, et faiblement sinueuse. Il s'agit du

condyle (*s.s.*) relativement large et sub-sphérique (auquel convient assez naturellement le terme *capitellum*), et dans le fait que les extrémités proximales du radius et du cubitus conservent un rapport articulaire fonctionnel. A cette structure correspond un certain mode de fonctionnement de l'avant-bras, où le radius (contrairement à l'idée classiquement admise) pivote partiellement autour de son axe au cours des mouvements de flexion et d'extension. C'est précisément cette rotation qui, pendant le vol, permet au poignet de venir dans l'extension sur un plan frontal nettement antérieur à ceux de l'épaule et du coude.

— L'autre grand type de structure se trouve réalisé, par convergence évolutive semble-t-il, chez des groupes différents de microchiroptères (vespertilionidés, molossidés, rhinolophidés par exemple). Le condyle a perdu ici sa sphéricité (et le terme *capitellum* de son intérêt pratique). D'une façon générale, les surfaces articulaires, plus étroites, plus précises, prennent une orientation oblique sur le plan frontal, et l'épiphyse proximale du cubitus peut s'unir étroitement à celle du radius. Ainsi que l'avait indiqué Maisonneuve (*o.c.*, p. 73), c'est ici l'obliquité des surfaces articulaires qui permet au poignet de se projeter pendant l'extension dans un plan frontal antérieur à ceux de l'épaule et du coude.

Ces considérations, qui n'ont ainsi énoncées qu'une valeur générale et approximative, restent étrangères à l'étude la plus documentée parue à ce jour sur l'anatomie fonctionnelle des chauves-souris (Vaughan, 1959). C'est dire que, dans le détail, et au-delà des problèmes de terminologie, la morphologie et le fonctionnement du membre antérieur des chiroptères ne constituent pas un sujet aussi connu qu'il peut y paraître.

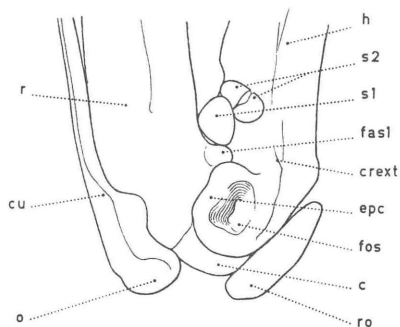


FIG. 2. — CB.CRT.M 1 (Céreste) : *Tadarida* sp. Détail : coude;  $\times 6$ . Vue postérieure.  
(Abréviations cf. Fig. 8).

processus ulnaire, très généralement observé sur le bord postérieur de l'épiphyse distale du radius chez les chiroptères. Ce processus représenterait le rudiment distal du cubitus fusionné avec le radius.

### Cubitus (Pl., fig. 2; Fig. 2).

Cet élément occupe une position externe dans l'avant-bras fléchi. D'une façon bien classique pour un chiroptère, seule existe en plus du rudiment mentionné plus haut la partie proximale du cubitus. La diaphyse, réduite à l'état de baguette très grêle, vient s'accoler au corps du radius, puis se fusionner à lui distalement. Il n'en subsiste plus trace au-delà du second tiers de la longueur de l'avant-bras. Sur le fossile, la partie libre de la diaphyse est relativement rectiligne.

L'épiphyse proximale, en connexion avec celle du radius, apparaît volumineuse par rapport au diamètre de la baguette diaphysaire. Sa partie médiane se présente comme un épaississement de la diaphyse, affecté d'une courbure légère, convexe en direction proximale et présentement externe. L'olécrane, relativement peu développé comme chez les autres chiroptères, dirigé vers l'intérieur, a une forme massive et arrondie. Distalement par rapport à lui et vers l'intérieur se développe une mince expansion latérale, au contour régulièrement arrondi, plaquée sur la face présentement externe du radius. Cette région du cubitus correspond au revers de la facette articulaire postérieure de l'épiphyse.

### Sésamoïdes du coude (Pl., fig. 2; Fig. 2).

Le plus important par ses dimensions est la rotule cubitale, ou rotule olécranienne. Cet élément du coude des chauves-souris est interprété tantôt comme un sésamoïde vrai, tantôt comme une partie séparée de l'olécrane. Sur le fossile, la rotule olécranienne se trouve plaquée contre la face interne

de l'épiphyse distale de l'humérus. Il s'agit d'un os de forme allongée, de faible épaisseur transversale, et s'amincissant vers son extrémité proximale. Pendant l'extension du membre, la rotule olécranienne devait s'engager plus proximale-ment contre la face interne de la palette humérale, en même temps que l'olécrane se rapprochait de son extrémité distale.

La région du coude comporte encore deux petits sésamoïdes ténontogènes, en position distale par rapport à l'épiphyse du radius. Le plus rapproché de l'articulation, resserré par la flexion du membre entre le bras et l'avant-bras, est contigu à la petite surface articulaire du bord postérieur de l'épiphyse du radius. Cet os possède une forme aplatie dans le sens antéro-postérieur. Sa face postérieure présente un contour triangulaire, aux angles arrondis. Ce sésamoïde en recouvre partiellement un autre plus petit, actuellement fracturé, plaqué contre le bord postéro-externe du corps de l'humérus. Ce deuxième petit os, plus mince que le précédent, a une face postérieure grossièrement elliptique. Ces éléments sont respectivement interprétables comme les sésamoïdes des tendons du *supinator* et de l'*extensor carpi radialis brevis*.

### Carpe (Pl., fig. 3; Fig. 3).

Le poignet se présente en vue dorsale postérieure. La fossilisation a provoqué un certain écrasement, en faisant apparaître dans un même plan des éléments normalement disposés suivant une surface convexe. La région antérieure est endommagée. Cependant, les rapports anatomiques ne sont pas fondamentalement modifiés. De ce fait, la comparaison avec le poignet d'un chiroptère actuel garantit une identification correcte des os carpiens du fossile.

— Carpien proximal radial (lunaire *sensu* Vaughan, 1959).

Les deux seuls éléments en connexion avec l'avant-bras sont les carpiens proximaux. Le plus volumineux, en contact avec la plus grande longueur du bord distal du radius, peut facilement être reconnu comme le « scapho-semilunaire » des auteurs, lunaire suivant Vaughan (1959), ou complexe proximal radial suivant la terminologie de Greene (1951). Ce carpien présente ici sa face postérieure. Il est contigu vers l'intérieur au radius et vers l'extérieur, de l'avant vers l'arrière, au trapèze, au grand os, à l'os crochu et au carpien proximal ulnaire. La face postérieure du radial proximal possède une forme allongée dans le sens supéro-inférieur, étroite transversalement, et s'amincissant quelque peu vers son extrémité inférieure. Une légère dépression se marque au milieu de la moitié supérieure. Le bord externe de cette face est à angle vif dans sa région médiane, largement biseauté vers le bas. Il semble endommagé vers le haut. Le bord interne est régulièrement arrondi sur toute sa longueur.

La face dorsale de ce carpien, très partiellement visible vers l'avant, se trouve en position interne et nettement en contrebas par rapport à la face postérieure. Sans doute par l'effet de la compression, l'os carpien proximal s'est enfoncé profondément dans la cavité articulaire du radius, d'une façon très anormale pour la position de flexion du membre. En même temps, un phénomène d'écrasement paraît avoir rapproché le bombement médian de la

face dorsale et le bord interne de la face postérieure. Une part d'interprétation intervient sur ce point : il n'est guère possible de discerner exactement la limite entre la face dorsale du proximal radial et le bord distal de l'épiphyse du radius. En avant et en contrebas de la face postérieure, une région osseuse endommagée semble identifiable comme une section de la saillie médiane de la face externe du proximal radial. Une légère échancrure devait normalement séparer cette saillie de la face postérieure.

— Carpien proximal ulnaire. (pyramidal *sensu* Maisonneuve, 1878, cunéiforme *sensu* Vaughan 1959).

Celui-ci est en contact vers l'intérieur avec le bord distal postérieur du radius, notamment l'extrémité distale du processus ulnaire, et avec le proximal radial. Vers l'avant il touche à l'os crochu, vers l'extérieur aux épiphyses des 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> métacarpiens. Ce carpien a des dimensions plus faibles et une forme plus ramassée que le précédent. Il présente sa face postérieure, grossièrement losangique, creusée en son centre d'une fossette exigüe. La région externe est dans son ensemble très convexe. Les bords supérieur et interne apparaissent sub-rectilignes. Vers le bas et l'intérieur, une forte saillie anguleuse, contiguë au processus ulnaire se développe en direction postérieure.

— Trapèze (carpien distal I).

Cet élément présente seulement sa section sur le fossile de Céreste. Il est contigu vers l'intérieur au proximal radial, vers l'arrière au trapézoïde et au grand os, vers l'extérieur à l'épiphyse du 1<sup>er</sup> métacarpien. Une partie impor-

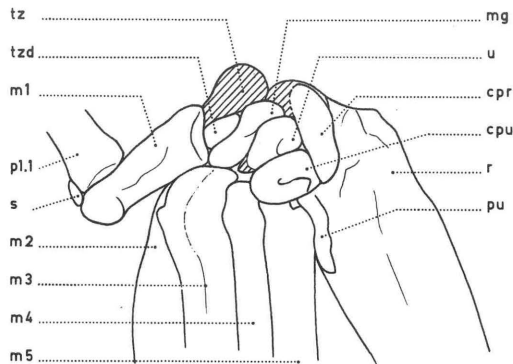


FIG. 3. — CB.CRT.M 1 (Céreste) : *Tadarida* sp. Détail : poignet; × 6. Vue postérieure. (Abréviations cf. Fig. 9).

tante de la région dorsale semble manquer. La section visible comporte une région massive et arrondie, et une région externe plus mince antéro-postérieurement. Cette dernière paraît correspondre à l'expansion qui portait, vers le haut et l'avant, la surface articulaire pour le 1<sup>er</sup> métacarpien.

— Trapézoïde (carpien distal II).

Chez les chiroptères, ce carpien et le suivant ont une forme lamellaire assez simple, sont disposés verticalement et transversalement dans le carpe, et appa-

raissent par la tranche à la face dorsale. Sur le fossile étudié ici, le trapézoïde est le plus petit carpien visible, situé entre la masse du trapèze, l'épiphyse du 1<sup>er</sup> métacarpien, et le grand os. En fait il ne subsiste ici que la région externe de la face dorsale. Celle-ci se présente comme une portion osseuse allongée, et légèrement carénée transversalement, étroite dans le sens antéro-postérieur. A cette partie dorsale et dans son prolongement font normalement suite vers l'intérieur, entre le trapèze et le grand os, une zone plus mince correspondant à une échancrure de la face dorsale, et une région interne renflée, venant au contact du radial proximal. Toute cette partie médiane et interne ne peut être observée sur le fossile. Elle a pu être enlevée en même temps que les fragments manquants du radial proximal et du trapèze. Ou bien le trapézoïde a pu s'enfoncer dans la masse du carpe, de telle façon que sa partie interne n'apparaisse pas en vue dorsale.

— Grand os (magnum, carpien distal III).

Ce carpien est contigu vers l'intérieur au proximal radial, vers l'avant au trapèze et au trapézoïde, vers l'arrière à l'os crochu, vers l'extérieur à l'épiphyse du 3<sup>e</sup> métacarpien. La face dorsale a une forme allongée transversalement, aplatie dans le sens antéro-postérieur, et faiblement sinueuse. Elle comporte un renflement interne, un renflement externe caréné dans le sens d'allongement de l'os, et une région médiane rétrécie et moins élevée.

— Os crochu (unciforme, carpien distal IV + V).

L'os crochu possède chez les chiroptères une forme assez complexe. Sur le fossile, il apparaît d'une façon assez simple, par ses faces dorsale et postérieure. Il se trouve contigu vers l'intérieur au proximal radial, vers l'avant au grand os, vers l'arrière à l'ulnaire; vers l'extérieur il atteint presque l'épiphyse du 4<sup>e</sup> métacarpien. La face dorsale a la forme d'une crête arrondie assez large, de direction transversale, et convexe dans le même sens. La partie visible, ovulaire, de la face postérieure, porte une dépression large et peu profonde. Une apophyse prolongeait la face dorsale de l'os crochu vers l'extérieur, et venait au contact de l'épiphyse du 4<sup>e</sup> métacarpien. Cette apophyse, normalement observable en vue postérieure sur le poignet osseux des chiroptères, ne subsiste sur le fossile qu'à l'état de section.

## Main.

En tenant seulement compte des éléments osseux, le fossile de Céreste présente la formule phalangienne 2.1.2.2.2. Pour juger des proportions exactes des différents doigts, on se référera aux dimensions (Tableau 1), et au schéma comparatif de la Figure 4.

### *Doigt 1.*

D'une façon classique pour un chiroptère le 1<sup>er</sup> doigt diffère totalement des quatre autres, qui soutenaient le patagium, par sa petite taille, son orientation, et la présence d'une phalange unguéale.

## — Métacarpien.

Partiellement fléchi, celui-ci montre une faible longueur relative. Il se trouve en contact proximale avec le trapèze, le trapézoïde, et les épiphyses des 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> métacarpiens. Sa diaphyse, fracturée longitudinalement et écrasée, apparaît droite et robuste, de diamètre progressivement réduit en direction distale. La face visible semble identifiable comme la face de flexion, externe d'une façon générale, ici tournée vers l'arrière. Le métacarpien a subi pendant la fossilisation une rotation anormale sur son axe longitudinal, en même temps qu'un déplacement en direction distale. L'épiphyse proximale, par le fait, a été séparée de son support articulaire (partie du trapèze actuellement manquante). Cela rend partiellement visible la surface articulaire, faiblement concave, disposée à angle obtus par rapport à la face diaphysaire externe, et séparée d'elle par un rebord fortement saillant vers l'extérieur. De l'épiphyse distale s'observe une masse arrondie, lisse, légèrement comprimée dans le sens proximo-distal, et fortement saillante vers l'extérieur. La surface très convexe de cette saillie prolonge la surface articulaire distale. Ce type d'articulation devait assurer une grande mobilité de déplacement de la phalange proximale sur le métacarpien.

Distalement par rapport à l'épiphyse, et contiguë à elle et à l'épiphyse proximale de la phalange, s'observe une petite masse osseuse au bord arrondi, aplatie dans le sens proximo-distal. Il s'agit d'un os sésamoïde de l'articulation métacarpo-phalangienne.

## — Première phalange.

Visible par sa face d'extension, externe, elle atteint environ deux fois la longueur du métacarpien. La diaphyse, rectiligne et de section arrondie, fracturée longitudinalement, a un diamètre décroissant en direction distale jusqu'au premier tiers, constant ensuite. L'épiphyse proximale, partiellement endommagée, a quitté son support articulaire pour venir s'appliquer latéralement contre le métacarpien. Une partie de la surface articulaire subsiste, relativement large et plane, à angle droit sur la diaphyse. Un rebord assez épais la séparait de la face diaphysaire externe. L'épiphyse distale, peu volumineuse, présente sur la face observable la forme d'une petite poulie à gorge médiane peu profonde.

## — Deuxième phalange (phalange unguéale).

Celle-ci, dont la cavité articulaire reste étroitement appliquée contre l'épiphyse de la 1<sup>re</sup> phalange, a cependant basculé sur son plan de symétrie, et présente sa face latérale postérieure large et plate. Par son contour supérieur convexe, son contour inférieur convexe proximale et concave distalement, et son extrémité (légèrement endommagée) recourbée vers l'intérieur et pointue, cette phalange revêt la forme caractéristique de la griffe qui se moulait autour d'elle sur le vivant. Sa longueur se rapproche de celle du métacarpien. De la cavité articulaire ne se voit que le rebord postérieur, épaissi. Celui-ci souligne la concavité supéro-inférieure de la face articulaire, et se prolonge au-dessus d'elle en un bec qui s'engageait dans la poulie signalée sur la 1<sup>re</sup> phalange. Le rebord de la cavité se renfle dans la région inférieure, où le rejoint un court

épaississement longitudinal médian de la face postérieure. Au-dessous du niveau de l'articulation, la région d'insertion pour le tendon du fléchisseur se développe en un lobe plat au contour convexe.

Les quatre longs doigts du patagium se trouvent en position de flexion imparfaite. Les métacarpiens sont rapprochés les uns des autres et ramenés à proximité de l'avant-bras, presque parallèles à celui-ci. Leurs phalanges restent partiellement ou complètement déployées. Ils présentent l'ordre de grandeur décroissant suivant : 3-4-2-5. Le 2<sup>e</sup> et le 5<sup>e</sup> atteignent seulement la longueur des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> métacarpiens. Les différents éléments du 3<sup>e</sup> doigt sont respectivement plus longs que les éléments correspondants des autres doigts; il en va de même du 4<sup>e</sup> par rapport aux 2<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup>. Le 2<sup>e</sup> ne possède qu'un rudiment de phalange, mais son métacarpien atteint le même ordre de grandeur que ceux des plus grands doigts. Le 5<sup>e</sup>, par contre, possède des phalanges assez longues, mais son métacarpien reste nettement plus court que les quatre autres.

### ***Doigt 2.***

— Métacarpien.

Sa diaphyse montre dans la région distale une légère courbure, présentement concave vers l'extérieur. Dans la moitié proximale, fracturée longitudinalement, le diamètre est comparable à celui des autres métacarpiens; il se réduit fortement dès la demi-longueur du corps. A ce niveau, le 2<sup>e</sup> métacarpien est dissimulé par le 3<sup>e</sup>. Dans sa moitié distale, l'os apparaît comme une baguette grêle, de section arrondie. L'épiphyse proximale est dissimulée par celle du 3<sup>e</sup> métacarpien et resserrée entre celle-ci et le 1<sup>er</sup> métacarpien. La région pré-épiphysaire forme un coude obtus tourné vers l'extérieur. L'épiphyse distale correspond à un faible élargissement de l'os; son extrémité est endommagée.

— Phalange.

Le rudiment de la 1<sup>re</sup> phalange comporte un petit corps cylindrique et deux simples épaississements épiphysaires proximal et distal. Une trace à l'extrémité de cet élément peut éventuellement représenter la 2<sup>e</sup> phalange, cartilagineuse (cf. p. 17).

### ***Doigt 3.***

— Métacarpien.

Cet élément est affecté d'une très légère courbure d'ensemble, présentement concave vers l'extérieur. La diaphyse, robuste sur toute sa longueur, porte plusieurs fractures longitudinales. Dans la région proximale, une crête longitudinale anguleuse délimite une face externe faiblement bombée et une face postéro-interne plane, ou même légèrement déprimée, à angle droit sur la précédente. La section diaphysaire paraît avoir été plutôt arrondie dans les régions moyenne et distale. L'épiphyse proximale, contiguë à celle du 4<sup>e</sup> métacarpien, recouvre celle du 2<sup>e</sup> et atteint pratiquement celle du 1<sup>er</sup>. Proximatement, elle vient au contact du grand os. Cette épiphysaire constitue un épaissis-

sement en forme de palette au contour proximal arrondi, légèrement saillant sur la diaphyse. La crête diaphysaire s'y prolonge, avec une courbure convexe vers l'extérieur, jusqu'au bord proximal. Elle délimite une face externe et une face postérieure d'une largeur semblable, planes toutes deux avec de petites irrégularités. Dans la région précédant immédiatement l'épiphysse distale, le diamètre s'élargit quelque peu et l'os présente un aspect fibreux. Cette région se trouve séparée de la tête articulaire par une zone de diamètre plus étroit. L'extrémité forme un plateau perpendiculaire sur la diaphyse. Le bord observable — postérieur semble-t-il — est arrondi et irrégulièrement épaissi, faiblement sinueux.

Dans l'angle que ménagent entre elles les surfaces articulaires du métacarpien et de la 1<sup>re</sup> phalange, accolée à elles, se trouve une petite masse osseuse, à l'origine arrondie, légèrement endommagée lors de la préparation. Cet osselet est identifiable comme un sésamoïde de l'articulation.

#### — Première phalange.

Cet élément, à demi-fléchi, apparaît par sa face externe, et tourne vers le haut sa face de flexion, postérieure.

C'est la plus longue et la plus robuste de toutes les phalanges du membre antérieur. Sa diaphyse rectiligne, fracturée longitudinalement à sa partie proximale, montre vers l'autre extrémité une section arrondie et un diamètre progressivement réduit. L'épiphysse proximale présente la forme d'un plateau portant à angle droit sur l'axe diaphysaire une surface articulaire quasi plane. Celle-ci ne s'appuie plus que sur le bord interne de l'épiphysse du métacarpien. Le rebord du plateau constitue un épaississement régulier, au-delà duquel se trouve une courte région déprimée. A cette dépression fait suite une crête circulaire, où la diaphyse atteint son plus grand diamètre. De même qu'à l'extrémité du métacarpien, l'os pré-épiphysaire montre ici un aspect légèrement fibreux. La région de l'épiphysse distale présente sa face latérale externe, épaissie et arrondie à son extrémité. La face distale n'est pas observable. La face postérieure, tournée vers le haut, accidentellement enfoncée, porte une dépression longitudinale. Le bord interne, peu visible, semble constitué comme le bord externe.

#### — Deuxième phalange.

La diaphyse, légèrement écrasée dans la région proximale, montre une section arrondie et un diamètre progressivement réduit vers l'extrémité distale. A proximité de l'épiphysse proximale, l'os a un aspect légèrement fibreux. Le diamètre diaphysaire atteint son maximum au niveau d'une crête circulaire, qu'une zone rétrécie sépare de la région articulaire. De celle-ci, affectée par un déplacement transversal, ne subsiste qu'une masse osseuse écrasée, relativement large et épaisse, immédiatement au contact de l'épiphysse de la 1<sup>re</sup> phalange. A l'épiphysse distale, nettement plus réduite, une constriction étroite sépare une zone épaissie de l'extrémité, simple et mince plateau au bord arrondi. Une trace allongée prolongeant cet élément représente vraisemblablement la 3<sup>e</sup> phalange, cartilagineuse (cf. p. 17).

**Doigt 4.**

## — Métacarpien.

Sa diaphyse est affectée d'une très légère courbure d'ensemble, présentement convexe vers l'extérieur. Sa section, moins forte que celle du 3<sup>e</sup> métacarpien, présente dans sa moitié proximale un léger aplatissement transversal. Une partie manque dans le tiers distal, son empreinte restant très nettement visible sur le sédiment. L'épiphyse proximale a la forme d'un épaississement bombé, faiblement saillant sur la diaphyse, resserré entre les épiphyses des 3<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> métacarpiens. Elle venait proximale-ment au contact d'une saillie externe, actuellement manquante, du carpien unciforme. La partie proximale visible constitue un petit massif de forme carrée. En deçà, l'épiphyse est élargie par deux protubérances arrondies, l'une externe, l'autre interne. Sa surface porte une très faible dépression, légèrement oblique vers le bas et l'arrière. Vers l'épiphyse distale, l'os présente un aspect fibreux et s'élargit jusqu'au niveau d'une crête circulaire. A celle-ci fait suite une dépression relativement longue, atténuée vers l'extérieur et l'intérieur, qui précède le plateau de l'épiphyse. La surface articulaire, perpendiculaire à l'axe diaphysaire, montre un rebord postérieur régulièrement arrondi et épais.

Dans l'angle formé par cette épiphyse et celle de la 1<sup>re</sup> phalange, accolée contre elles, se trouve une petite masse osseuse arrondie. De même que sur le 3<sup>e</sup> doigt, cet osselet représente un sésamoïde de l'articulation.

## — Première phalange.

Comme pour le 3<sup>e</sup> doigt, la 1<sup>re</sup> phalange semble présenter sa face externe, la face de flexion, dorsale, se trouvant tournée vers le haut. Le diamètre diaphysaire décroît nettement et progressivement vers l'extrémité distale. L'os est écrasé dans la région proximale; le reste de la phalange montre une section arrondie. L'axe diaphysaire est rectiligne. Le plateau proximal comporte une surface articulaire faiblement concave, perpendiculaire sur la diaphyse, et sans rebord marqué. Une dépression transversale, beaucoup moins accentuée que sur la 1<sup>re</sup> phalange du 3<sup>e</sup> doigt, précède une crête circulaire surtout sensible du côté interne. L'épiphyse distale présente une forme semblable à celle de l'épiphyse correspondante du 3<sup>e</sup> doigt, avec une orientation identique, et une meilleure conservation. La section de l'os comporte un léger aplatissement antéro-postérieur. Le renflement distal semble surtout important sur les côtés externe et interne. La surface articulaire distale paraît assez nettement convexe.

## — Deuxième phalange.

La diaphyse, rectiligne, de section arrondie, s'amincit faiblement et régulièrement vers l'extrémité distale. La région proximale est dissimulée par le 3<sup>e</sup> doigt. La seule partie visible, au contact de la 1<sup>re</sup> phalange, paraît trop écrasée et ne présente plus de structures distinctes. L'épiphyse distale constitue un renflement simple, et relativement faible par rapport au diamètre diaphysaire.

**Doigt 5.**

## — Métacarpien.

Cet élément plus court que les 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> métacarpiens atteint toutefois le même degré de robustesse. Sa diaphyse présente une très faible courbure d'ensemble, présentement concave vers l'intérieur; sa face postérieure apparaît assez large, et dans la région proximale constitue un plan incliné vers l'avant et l'intérieur. L'extrémité distale manque. L'épiphyse proximale, en vue postérieure est contiguë à celle du 4<sup>e</sup> métacarpien et, vers l'intérieur, au radius. Elle entre en contact proximale avec le carpien proximal ulnaire. En légère saillie sur la diaphyse, elle possède une forme simple, non élargie. L'empreinte conservée sur le sédiment montre nettement l'emplacement de l'épiphyse distale, élargie par rapport à la diaphyse.

## — Première phalange.

Elle est en position d'extension complète. Son extrémité proximale manque. La partie conservée correspond aux deux tiers distaux; la diaphyse, rectiligne, y montre une section arrondie, progressivement réduite en direction distale. L'empreinte de la partie proximale permet d'observer l'emplacement de l'épiphyse, élargie, qui devait venir étroitement au contact du métacarpien, les surfaces articulaires en connexion. L'épiphyse distale est un épaississement anguleux. Sa surface articulaire, dans un plan perpendiculaire à l'axe diaphysaire, présente un bord postérieur faiblement sinueux, ne formant pas de saillie.

## — Deuxième phalange.

Elle se trouve également en position d'extension complète. Relativement courte, elle comporte une diaphyse droite assez robuste (et écrasée) proximale, s'amenuisant distalement. A l'extrémité proximale, la surface articulaire s'applique étroitement contre celle de la 1<sup>re</sup> phalange. Son bord faiblement sinueux ne présente pas d'épaississement. Cette articulation, de même que l'articulation métacarpe - 1<sup>re</sup> phalange, paraît avoir été ankylosée, la faible taille relative du 5<sup>e</sup> doigt rendant inutiles les mouvements de flexion. L'épiphyse distale, incomplète, constitue un renflement arrondi. La face visible (postérieure) porte une légère dépression.

**Membrane alaire.**

A côté des os subsistent des traces de la membrane alaire. Il s'agit d'empreintes linéaires très fines, nombreuses et rapprochées, grossièrement parallèles aux os du fossile. Ces traces sont bien visibles entre les 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> doigts, entre ce dernier et l'avant-bras, et de chaque côté des phalanges proximales et distales des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> doigts. En même temps que ces empreintes, le sédiment porte le long de l'avant-bras et extérieurement à lui, jusqu'au-delà du coude, une coloration brun-foncé, qui pourrait être due à la matière organique du patagium. Les zones les plus sombres semblent correspondre aux zones où les replis de la membrane devaient être les plus nombreux.

TABLEAU 1

Dimensions du molossidé de Céreste  
(les dimensions absolues sont données en mm).

	x 100/L radius	
<b>Humérus</b>		
largeur transversale de l'épicondyle	1,48	
hauteur maximum de l'épicondyle	1,47	
<b>Radius</b>		
longueur	39,75	100
largeur transversale de l'épiphyse prox.	2,57	
longueur du processus ulnaire	0,56	
<b>Cubitus</b>		
longueur	29,35	73,83
longueur de l'épiphyse proximale	2,36	
<b>Rotule olécranienne</b>		
longueur	2,55	
épaisseur	0,76	
<b>Carpe</b>		
longueur totale antéro-postérieure	2,73	
largeur transversale totale	2,55	
longueur face post. carpien prox. radial	1,86	
longueur face dorsale grand os	1,54	
<b>Doigt 1</b>		
longueur métacarpien	3,10	7,79
longueur 1 <sup>ère</sup> phalange	5,00	12,57
longueur 2 <sup>ème</sup> phalange	2,10	5,28
largeur maximum 2 <sup>ème</sup> phalange	0,92	
longueur totale	10,20	25,66
<b>Doigt 2</b>		
longueur métacarpien	37,60	94,59
longueur phalange	1,10	2,76
longueur totale	38,70	97,35
<b>Doigt 3</b>		
longueur métacarpien	38,95	97,98
longueur 1 <sup>ère</sup> phalange	14,63	36,80
longueur 2 <sup>ème</sup> phalange	13,75	34,59
longueur totale	67,33	169,38
<b>Doigt 4</b>		
longueur métacarpien	38,05	95,72
longueur 1 <sup>ère</sup> phalange	12,85	32,32
longueur 2 <sup>ème</sup> phalange	7,50	18,99
longueur totale	58,45	147,04
<b>Doigt 5</b>		
longueur métacarpien	21,25	53,45
longueur 1 <sup>ère</sup> phalange	11,90	29,93
longueur 2 <sup>ème</sup> phalange	4,20	10,56
longueur totale	37,35	93,96

**Phalanges cartilagineuses.**

Des traces sombres plus localisées s'observent par ailleurs à l'extrémité de certains doigts. L'une, relativement courte et large, assez effacée, se trouve située perpendiculairement au rudiment de phalange du 2<sup>e</sup> doigt, à l'extrémité distale de celui-ci. L'autre, plus longue, et également assez large, plus sombre, et granuleuse à sa surface, se trouve à l'extrémité distale de la 2<sup>e</sup> phalange du 3<sup>e</sup> doigt, en position légèrement fléchie sur celle-ci. Ces zones pourraient correspondre aux traces de phalanges cartilagineuses. Chez différents chiropètes, certains doigts du patagium, notamment le 3<sup>e</sup>, sont en effet prolongés jusqu'au bord libre du patagium par des phalanges cartilagineuses.

**Dimensions.**

Les mensurations (cf. Tableau 1) ont été effectuées sous visée optique avec une platine à déplacement et lecture directe au 1/100 de mm. Mais la précision des mesures reste affectée, d'une façon assez générale, par les effets de la fossilisation. L'addition des dimensions des différents segments des doigts permet de fixer, arbitrairement, leur longueur totale. L'indice  $L \text{ Cubitus} \times 100 / L \text{ Radius}$  atteint une valeur élevée (73,83). Les longueurs totales relatives des doigts permettent de calculer « l'indice de largeur » de l'aile (*sensu* Revilliod, 1916), soit la différence de longueur relative entre les doigts 3 et 5. Sa valeur assez forte (75,42) indique que le fossile de Céreste possédait une aile relativement étroite et allongée.

Pour faciliter les comparaisons avec d'autres formes, il est commode de représenter sur un schéma (Fig. 4) les proportions des doigts et de leurs segments par rapport à la longueur du radius elle-même ramenée à une valeur arbitraire.

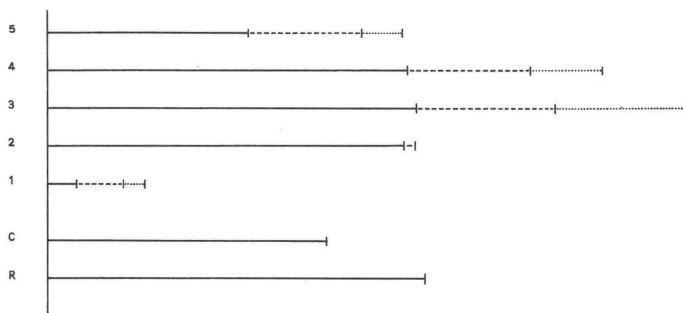


FIG. 4. — Proportions des doigts de la main et de leurs différents segments osseux chez *Tadarida* sp. de Céreste, la longueur du radius arbitrairement ramenée à 50 mm. (C : cubitus; R : radius; 1, 2, etc. : 1<sup>er</sup> doigt, 2<sup>e</sup> doigt, etc.; trait plein : métacarpiens; pointillé épais : 1<sup>re</sup> phalanges; pointillé léger : 2<sup>e</sup> phalanges).

## COMPARAISONS ET DISCUSSION

## 1. — Attribution à la famille des Molossidae.

La formule phalangienne, la conformation du 2<sup>e</sup> doigt dépourvu de griffe, permettent de reconnaître dans le fossile de Céreste un microchiroptère. Certains caractères orientent rapidement sa détermination familiale :

- Le cubitus est relativement peu réduit;
- Le 2<sup>e</sup> doigt comporte un métacarpien bien développé et une phalange rudimentaire;
- Au 3<sup>e</sup> doigt, du fait de l'écrasement du fossile dans un seul plan, la 1<sup>re</sup> phalange se trouve fléchié sur la face interne du métacarpien, mais il semble bien qu'à l'origine cette flexion s'effectuait sur la face métacarpienne dorsale;
- Le 3<sup>e</sup> doigt semble avoir possédé une 3<sup>e</sup> phalange cartilagineuse;
- Aux doigts 3 et 4, les épiphyses distales des métacarpiens présentent une morphologie particulière : l'os diaphysaire est nettement élargi, d'aspect fibreux et séparé de la tête articulaire par une constriction;
- Le 5<sup>e</sup> doigt atteint à peine la longueur du 3<sup>e</sup> métacarpien. Cette structure correspond à un type d'aile relativement longue et étroite.

C'est à la famille des Molossidae GILL, 1872 (super-famille Vespertilio-noidea) que renvoie l'ensemble de ces caractéristiques, pour la plupart utilisées par Miller (1907, p. 242).

## 2. — Comparaisons paléontologiques.

Les molossidés, bien représentés dans la nature actuelle, sont également connus dans les terrains tertiaires d'Europe. Il y a lieu d'étudier les rapports du chiroptère de Céreste avec les molossidés décrits de différents gisements.

— *Phosphorites du Quercy.*

Les plus anciens documents jusqu'ici rapportés à cette famille proviennent des remplissages du Quercy (Revilliod, 1920, p. 127-128, fig. 45-46). Il s'agit malheureusement d'un matériel très restreint (2 fragments d'humérus), dont l'âge demeure imprécis (Bartoniien à Stampien).

— *Gisements de St-Gérard-le-Puy.*

Des restes plus abondants de molossidés proviennent des gisements aquitaniens de l'Allier (Langy, Mantaigu-le-Blin, Saulcet, Chavroches). Après les anciennes descriptions de Pomel (1853) et Filhol (1879), une étude critique et détaillée de ces fossiles a été faite par Revilliod (1920, p. 105-124, fig. 30-40; pl. 3, fig. 1-9). Les conclusions de cet auteur ont été reconduites par Viret (1929).

La collection, notablement augmentée après 1920 pour la localité de Saulcet, comporte des crânes, des mandibules et des os des membres. Certaines pièces sont conservées au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève et à la Faculté des Sciences de Lyon; la plus grande partie se trouve au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle. Sur ce matériel repose l'espèce *Tadarida* (= *Nyctinomus*) *stehlini* REVILLIOD. Un fragment de mandibule, décrit par Depéret et Douxami (1902, p. 77) représenterait la même forme dans le gisement de Pyrimont-Challonges (Revilliod, 1922, p. 176).

Ce molossidé aquitainien a pu faire l'objet d'une comparaison directe avec le fossile de Céreste.

Humérus (Fig. 5).

L'épiphyse distale d'un humérus de *T. stehlini* ne présente en vue postérieure aucune différence essentielle avec celle décrite sur le molossidé de Céreste. La morphologie de l'épicondyle apparaît remarquablement semblable sur les deux fossiles, ce que ne permet pas d'apprécier la figuration de Revilliod (*o. c.*, p. 116, fig. 37 c).

Radius (Fig. 6-7).

La diaphyse de cet élément présente chez *T. stehlini* une courbure de même ordre que chez le chiroptère de Céreste. L'épiphyse proximale ressemble en vue postérieure à celle décrite ici précédemment. Chez la forme aquitaine, les trois-quarts internes (pour la position de flexion) du bord proximal

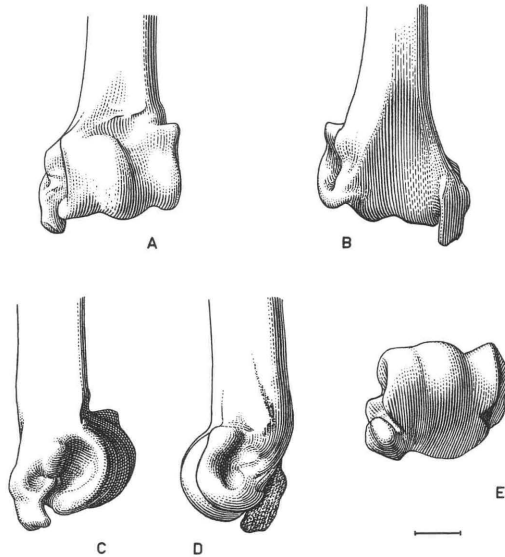


FIG. 5. — Mus. Bâle SG. 6270 (Montaigu-le-Blin) : *Tadarida stehlini*.

Humérus gauche, épiphyse distale;  $\times 6$ .

A : vue externe; B : vue interne; C : vue antérieure; D : vue postérieure; E : vue distale.  
(Explications cf. Fig. 8 C, D et E).

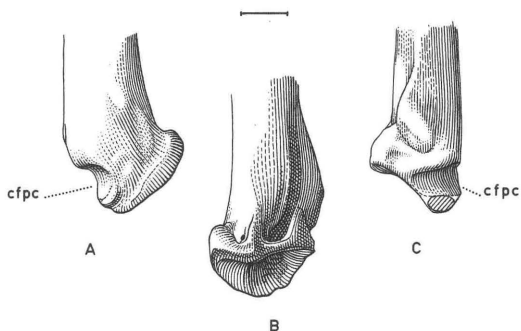


FIG. 6. — Mus. Bâle SG. 6303 (Montaigu-le-Blin) : *Tadarida stehlini*.  
Radius gauche, épiphyse proximale;  $\times 6$ .

A : vue postérieure; B : vue interne et légèrement proximale; C : vue externe.  
(cfpc : cavité pour la facette articulaire postérieure du cubitus; autres explications cf. Fig. 8, A et B).

N.B. — L'orientation convenue suppose l'avant-bras fléchi.

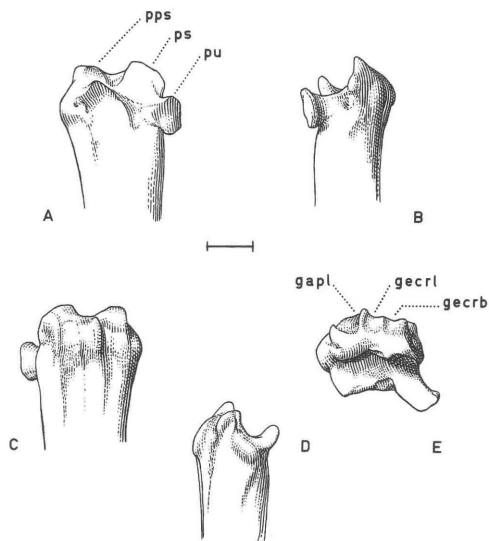


FIG. 7. — Mus. Bâle SG. 6303 (Montaigu-le-Blin) : *Tadarida stehlini*.  
Radius gauche, épiphyse distale;  $\times 6$ .

A : vue externe; B : vue postérieure; C : vue interne; D : vue antérieure; E : vue distale.  
(gapl : gouttière du tendon du muscle *abductor pollicis longus*; gecrb : gouttière du tendon du muscle *extensor carpi radialis brevis*; gecrl : gouttière du tendon du muscle *extensor carpi radialis longus*; pps : processus pseudostyloïde; ps : processus styloïde; pu : processus ulnaire).

N.B. — L'orientation convenue suppose l'avant-bras fléchi.

sont affectés par un épaississement plus ou moins net, s'élargissant progressivement vers l'intérieur (cf. Revilliod, *o.c.*, p. 118, fig. 39 b). L'extrémité interne de ce rebord correspond à la petite surface observée dans la même région sur la pièce de Céreste. Du côté externe, l'épiphyse porte une facette articulaire concave répondant à la facette postérieure du cubitus. La position de cette cavité chez *T. stehlini* paraît indiquer un rapport des deux éléments de l'avant-bras semblable à celui du fossile de Céreste.

Sur les radius de *T. stehlini*, l'épiphyse distale montre dans son ensemble une morphologie assez complexe, et dont la figuration de Revilliod (*o.c.*, fig. 38-39) ne rend pas compte de façon satisfaisante. En vue postérieure cette extrémité ressemble étroitement à celle observée sur la pièce de Céreste : le bord distal présente une concavité semblable et constitue vers l'intérieur une sorte de bec. Du côté opposé, l'épiphyse comporte un processus ulnaire bien développé, prolongé en direction proximale par une lamelle plus ou moins longue suivant les individus, et présentant généralement un petit foramen.

#### Cubitus.

La longueur relative de cet élément apparaît plus forte chez le molossidé de Céreste que chez *T. stehlini*. Les dimensions moyennes indiquées par Revilliod (*o.c.*, p. 119) permettent en effet d'obtenir une approximation du rapport  $L \text{ Cubitus} \times 100 / L \text{ Radius}$ . Celui-ci atteint 65 pour 14 radius de Montaigu, et 65,7 pour 8 spécimens de Saulcet. Chez la forme de Céreste, cet indice est de 73,83.

#### Métacarpiens.

La façon partielle dont se présentent les épiphyses des métacarpiens sur le fossile de Céreste ne permet pas une comparaison très détaillée avec les spécimens isolés décrits par Revilliod (*o.c.*, p. 119-120, Pl. 3, fig. 7-8). De même que chez l'espèce de Céreste, la diaphyse du 2<sup>e</sup> métacarpien forme un coude obtus dans la région proximale, et son diamètre présente un amincissement progressif et prononcé en direction distale. Le 3<sup>e</sup> métacarpien possède chez *T. stehlini* comme chez le molossidé de Céreste une diaphyse robuste légèrement courbe, de section prismatique dans sa partie proximale, et biconvexe dans sa partie distale. Son épiphyse a la même forme générale de palette au contour arrondi. Sur le 4<sup>e</sup> métacarpien, la section de la diaphyse comporte chez les deux formes un aplatissement transversal. L'épiphyse proximale possède, chez *T. stehlini*, une forme caractéristique, par la présence d'une apophyse latérale en forme de bec. Il semble que cette saillie, si elle existe sur le 4<sup>e</sup> métacarpien du molossidé de Céreste, soit engagée dans l'intérieur du carpe et par conséquent inobservable. Le 5<sup>e</sup> métacarpien, très court et cependant robuste chez *T. stehlini* comme chez *T. sp.* de Céreste, possède chez le premier une diaphyse plutôt droite. L'épiphyse proximale montre en vue postérieure la même forme générale simple chez l'un et l'autre.

#### Phalanges.

La 1<sup>re</sup> phalange du 3<sup>e</sup> doigt est représentée par trois exemplaires dans le matériel de Montaigu (Revilliod, *o.c.*, p. 120, pl. 3, fig. 9). La ressemblance de cet élément chez *T. stehlini* et le molossidé de Céreste apparaît d'autant plus

nettement que sa morphologie est particulière. Cette phalange possède en effet chez les deux formes une diaphyse robuste, très large proximale, et de section décroissante en direction distale. La faible courbure d'ensemble visible chez *T. stehlini* n'apparaît pas, toutefois, sur le squelette de Céreste. L'os présente dans les deux cas un aspect fibreux dans sa région proximale, et la tête articulaire, en forme de plateau, se trouve immédiatement suivie par une courte région déprimée. L'épiphyse distale, quoique plus difficilement comparable, montre des bords semblablement épaissis et arrondis. Le type de structure observé à l'extrémité proximale des trois exemplaires de cette phalange correspond certainement à la persistance du cartilage de conjugaison, interprétée par Revilliod (*l.c.*) comme l'indice d'un stade juvénile des individus. Le même aspect se retrouve chez le fossile de Céreste sur les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> doigts, à l'extrémité distale des métacarpiens et proximale des 1<sup>re</sup> et 2<sup>e</sup> phalanges, mais les autres os longs observables possèdent des extrémités de type adulte. Ce point sera évoqué plus loin à propos d'un *Tadarida teniotis* de la faune actuelle.

#### Dimensions.

*T. stehlini* et le molossidé de Céreste possèdent des dimensions voisines (cf. Tableau 2). Cependant les éléments des doigts semblent tous relativement plus courts chez la forme stampienne, la différence paraissant légèrement inverse pour le 5<sup>e</sup> métacarpien.

#### — Anwil.

Ce gisement des environs de Bâle (Suisse), actuellement objet d'étude, a livré une faune du Miocène supérieur. Parmi le matériel anciennement réuni, quelques pièces référables à un chiroptère molossidé ont été décrites par Revilliod (*o.c.*, p. 124-127) sous le nom *Tadarida* (= *Nyctinomus*) *helveticus* (Rev.). Ces documents montrent que cette espèce et *T. stehlini* sont très proches par les dimensions et la morphologie. Un seul des trois caractères relevés par Revilliod avait paru assez net à Westphal (1959) pour justifier la distinction spécifique. Le matériel ne comporte pas d'os des membres.

#### — Böttingen.

Dans cette localité du Württemberg, un travertin attribué au Miocène supérieur a livré une riche faune d'arthropodes et quelques restes de vertébrés parmi lesquels plusieurs spécimens de chiroptères. Les vertébrés ont fait l'objet d'une description de F. Westphal (1959). Les restes de chauves-souris consistent en pièces crâniennes ou squelettiques bien conservées, montrant généralement plusieurs éléments en connexion anatomique. Ce matériel correspond à une seule espèce de molossidé, *Tadarida* sp., que Westphal a pu comparer directement à *T. stehlini* et *T. helveticus*. Les dimensions sont très voisines (cf. Tableau 2), et pour les éléments considérés (crâne, denture, certains os des membres), très peu de différences apparaissent entre l'espèce de St-Gérard et celle de Böttingen, encore s'agit-il de détails mineurs dans l'anatomie crânienne. *T. sp.* de Böttingen et *T. stehlini* diffèrent l'un et l'autre de *T. helveticus* par le même caractère : les proportions plus importantes de la P<sub>4</sub> inférieure par rapport à la P<sub>2</sub>.

TABLEAU 2

Dimensions comparées (en mm) des *Tadarida* tertiaires d'Europe  
 (\* : d'après Filhol, 1879; \*\* : d'après Revilliod, 1920; \*\*\* : d'après Westphal,  
 1959; \*\*\*\* : d'après Westphal, 1967; (M) : moyenne).

	<i>T. sp.</i>	<i>T. stehlini</i>			<i>T. hel-</i> <i>veticus</i>	<i>T. sp.</i>	
	Céreste	Montaigu (**) (M)	Saulcet (**) (M)	Langy (*)	Anwil (**)	Böttingen (***)	Randecker Maars (****)
M <sup>1</sup> – M <sup>3</sup>		4,3	4,4			5,2	
M <sub>1</sub> – M <sub>3</sub>		4,8	5			5,1	
Humérus		24,5 (25,7)	27,6	(25,7)	31	25,5 – 28,0	27
Radius	39,75	37,8 (39,2)	40,5	40,6 (41,6)	42,3	39	42
Doigt 1 métacarpien	3,10					6	
1 <sup>ère</sup> phalange	5,0					2,2	
2 <sup>ème</sup> phalange	2,10					1	
Doigt 3 métacarpien	38,95	41,7	42,1				
1 <sup>ère</sup> phalange	14,63	18	19				
Doigt 4 métacarpien	38,05	41,2					
Doigt 5 métacarpien	21,25	19,8 (20,6)	21,5				

Le travail de Westphal permet quelques comparaisons entre les molossidés de Böttingen et de Céreste.

L'épiphyse distale de l'humérus (*o. c.*, pl. 35, fig. 2) présente en vue postérieure une morphologie semblable chez les deux formes, avec une large fossette arrondie. La diaphyse du radius est affectée chez *T. sp.* de Böttingen (*o. c.*, pl. 34, fig. 3) d'une courbure d'ensemble identique à celle observée sur le fossile de Céreste. Les épiphyses de cet élément n'ont pu être décrites chez *T. sp.* Pour le cubitus, Westphal n'a pu déterminer exactement sa longueur, qui dépassait au moins le tiers de celle de l'avant-bras. A l'extrémité proximale du cubitus, l'olécrane est prolongé par une rotule relativement allongée, de même que chez la forme de Céreste. Le carpe et les éléments distaux des doigts n'ont pu être étudiés sur les fossiles de Böttingen. Sur le pouce, les proportions des différents éléments semblent très nettement différentes : *T. sp.* de Böttingen possède un métacarpien relativement plus long, une 1<sup>re</sup> phalange et une phalange unguéale relativement plus courtes que ceux du molossidé de Céreste (cf. Tableau 2).

#### — *Randecker Maars.*

Il s'agit encore ici d'un travertin du Miocène supérieur du Württemberg. Un spécimen de chiroptère provenant de cette localité a été décrit par F. Westphal (1967), et rapporté à la même espèce (*Tadarida sp.*) que la forme de Böttingen. Le mauvais état des os et l'orientation du squelette en vue ventrale restreignent les comparaisons avec le molossidé de Céreste. Bien que l'extrémité distale de sa partie libre ne soit pas observable, le cubitus semble atteindre au moins la demi-longueur de l'avant-bras. La région du coude (*o. c.*, p. 569, fig. 5) comporte une rotule olécranienne développée. Les os carpiens présentent une assez bonne conservation sur le spécimen de Randecker Maars (*l. c.*, fig. 4), la dislocation du poignet semblant permettre une meilleure observation de leur morphologie. Mais Westphal, faute de documents comparatifs suffisants, n'a pu étudier dans le détail cette région intéressante. Le 1<sup>er</sup> métacarpien possède une épiphyse distale très massive et arrondie, comme sur le fossile de Céreste.

— D'autres localités ont livré des molossidés fossiles, mais ceux-ci apparaissent ici peu utilisables. Parmi les restes de chauves-souris du Miocène supérieur de Beni Mellal (Maroc), deux dents isolées ont été attribuées à cette famille (Lavocat, 1961). D'autre part, le genre *Tadarida (s. l.)* est signalé dans les terrains quaternaires d'Asie, d'Amérique du Nord, et d'Europe.

### 3. — Discussion du chiroptère de Céreste au sein du genre *Tadarida.*

Les molossidés connus dans les terrains tertiaires consistent donc pour l'essentiel en formes miocènes européennes. *T. stehlini* est de l'Aquitainien, *T. helveticus* et *T. sp.* sont du Miocène supérieur. Pour les temps plus anciens, on ne disposait jusqu'ici que d'indices mal datés. Le molossidé de Céreste apparaît ainsi, dans le Stampien inférieur, comme un élément faunique

relativement nouveau et intéressant. La comparaison de cette pièce avec les autres formes décrites fait ressentir l'étroite ressemblance qu'elles présentent toutes entre elles et autorise dans un premier temps à reconnaître dans le chiroptère de Céreste un représentant du genre *Tadarida* RAFINESQUE, 1814 (2).

Entre l'espèce de Céreste et *T. stehlini* n'apparaissent avec netteté que des différences de proportions : le cubitus est relativement plus long, les 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> métacarpiens relativement plus courts, et le 5<sup>e</sup> relativement plus long chez la forme de Céreste. Ces caractères sont importants car ils entrent en jeu dans la structure de l'aile. Revilliod, qui a particulièrement étudié cette question chez les chiroptères récents (1916), a observé chez les molossidés une corrélation du développement du métacarpien et de la phalange distale sur les 3<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> doigts. On sait que l'aile des chauves-souris est d'autant plus longue et étroite, et jugée d'autant plus perfectionnée, que plus importante est la différence (= indice de largeur de l'aile, ou indice de vol) entre les longueurs des doigts 3 et 5 rapportées à celle du radius. Constatant chez *T. stehlini* une très grande longueur des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> métacarpiens par rapport au radius, une très grande différence de longueur entre les 3<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> métacarpiens, supérieure à celle de plusieurs espèces actuelles, Revilliod en inférait que l'aile devait être relativement plus longue et étroite chez l'espèce aquitanaise que chez ces dernières. Cette extrapolation, valable au niveau spéculatif, ne paraît pas absolument suffire à soutenir les considérations phylogéniques faisant de *T. stehlini* une forme sans descendance. Revilliod n'avait d'ailleurs pas considéré toutes les espèces récentes (plus d'une cinquantaine) du genre *Tadarida*.

Toutefois, les différences évoquées précédemment entre les formes de Céreste et de St-Gérard prennent d'autant plus de signification que l'on considère comme tendances évolutives dans ce groupe : la réduction du cubitus, le développement relatif des métacarpiens, et l'augmentation de l'écart entre les 3<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> doigts. Dans ce contexte, le chiroptère de Céreste apparaît plus primitif que *T. stehlini*, et à défaut d'arguments contraires, donne l'image d'une éventuelle forme ancestrale de cette dernière espèce. L'indice de largeur de l'aile du *T. stehlini* serait plus élevé que celui du *Tadarida* de Céreste (75, 42), qui s'apparente nettement à ceux cités par Revilliod (1916, 1920) chez des

(2) Le terme *Tadarida* doit être entendu ici au sens large. La plupart des auteurs modernes, classificateurs ou spécialistes (Simpson, 1945; Bourlière, 1955; Aellen, 1966; Brosset, 1966) conçoivent le genre *Tadarida* (syn. *Nyctinomus* E. GEOFFROY; *Dinops* SAVI, 1825; *Dysops* CRETZSCHMAR, 1826) comme une grande unité en regroupant plusieurs autres, éventuellement considérées en tant que sous-genres. On peut citer à ce titre : *Tadarida s. s.*; *Mops* LESSON, 1842; *Mormopterus* PETERS, 1865; *Chaerephon* DOBSON, 1874; *Platymops* THOMAS, 1906; *Otomops* THOMAS, 1913. Cette systématique concerne de très nombreuses espèces, d'une grande diversité. Ainsi, la quasi-quarantaine de formes correspondant aux deux premiers sous-genres mentionnés, considérées par Miller (1907, p. 251) sous la rubrique *Nyctinomus*, constituait déjà aux yeux de cet auteur le genre le plus varié peut-être au sein de l'ordre entier ! Alors même que la classification actuelle semble loin de reposer sur une connaissance complète et précise des espèces recensées, les investigations des zoologistes tendent à l'exercer de plus en plus au niveau sous-spécifique. Revilliod (1920, p. 105-106) avait déjà fait apparaître l'aspect artificiel du regroupement, sous le nom de *Mormopterus*, des formes à une seule prémolaire supérieure. Une révision exhaustive des *Tadarida*, souhaitée par Westphal (1959), ne pourrait se priver d'une étude détaillée de l'anatomie squelettique et dentaire, et permettrait peut-être de dégager une classification sub-générique plus proche de la réalité que celle actuellement admise.

espèces actuelles comme *Tadarida (Mormopterus) doriae* (70, 8) *T. (M.) jugularis* (71, 1), *T. (M.) minutus* (79, 4).

L'analyse des rapports du *Tadarida* de Céreste et des espèces du Miocène supérieur apporte moins d'éléments : la comparaison n'est pas possible avec *T. helveticus*, et avec *T. sp.* du Württemberg ne montre qu'une différence dans les proportions des différents segments du pouce. Westphal (1959) a souligné la difficulté de discrimination entre *T. stehlini* et *T. sp.* du Württemberg. Par ailleurs, il a fait grief à Revilliod d'avoir créé des espèces nouvelles sans une connaissance approfondie de l'anatomie squelettique et dentaire de tous les *Tadarida* actuels, dont certains pourraient se révéler identiques aux formes miocènes. Malheureusement, on ne peut être assuré de progrès très rapides dans ce domaine, et lorsqu'une forme présente l'avantage d'être assez bien connue, il s'avère pratique d'utiliser son nom de taxon, même si celui-ci risque de venir en synonymie lors des acquisitions anatomiques ultérieures. Par le fait, l'identité des *Tadarida sp.* de Böttingen et Randecker Maars apparaîtrait plus clairement si l'espèce avait pu être nommée.

Il semble que l'on tienne dans le *Tadarida* de Céreste une espèce possédant par rapport à *T. stehlini* quelques caractères primitifs. Mais on ne peut être assuré qu'il s'agit d'une espèce nouvelle, même si cela paraît probable. On ne peut *a fortiori* envisager l'établissement d'une diagnose qui ne serait que partielle, ne reposant d'une part que sur les caractères ostéologiques du membre antérieur d'un seul individu, et d'autre part ne permettant pas d'écarter les formes fossiles (*T. helveticus*) ou récentes dont l'ostéologie du membre antérieur est ignorée ou mal connue. Ces considérations incitent à s'en tenir pour le chiroptère de Céreste à la détermination *Tadarida sp.* Il n'est pas impossible que des matériaux nouveaux viennent compléter la connaissance de cette espèce stampienne, et permettent éventuellement de la nommer. Quelques indices signalent la présence de molossidés dans les phosphorites du Quercy (cf. *ante*) : on peut donc espérer d'autres découvertes par suite de la récente reprise des recherches dans ces gisements paléogènes. D'autre part, la mise au jour de nouvelles pièces à Céreste ou dans d'autres localités semblables ne peut être totalement exclue, bien que restant dans le domaine de l'exceptionnel.

#### 4. — Comparaison avec *Tadarida teniotis*, de la faune actuelle, avec référence à l'étude d'*Eumops perotis* par Vaughan, 1959.

L'étude ostéologique de l'espèce *T. teniotis* (RAFINESQUE), 1814, de la faune méditerranéenne actuelle (3), a été très utile à la compréhension de certaines parties du squelette (notamment le carpe) du *Tadarida sp.* de Céreste. Les spécimens de *T. teniotis* utilisés sont les pièces I. 495 et surtout 1939-590 des collections du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum National

(3) Pour la systématique et la répartition géographique de cette espèce, on se reportera aux éléments réunis par Aellen (1966).

d'Histoire Naturelle. D'une façon générale, il y a lieu de noter l'étonnante ressemblance morphologique de la forme actuelle et du fossile stampien. L'examen révèle toutefois entre eux quelques différences de détail.

Il est en même temps très utile de se référer aux données fournies par Vaughan (1959). Cet auteur a en effet étudié l'ostéologie et la myologie fonctionnelles comparées des chiroptères récents *Eumops*, *Myotis* et *Macrotus*. Le premier de ces genres, *Eumops* MILLER, 1906, rangé quelquefois (Simpson, 1945) à l'intérieur du genre *Molossus* GEOFFROY, 1805, appartient comme *Tadarida* à la famille des molossidés et ne diffère pas considérablement de ce dernier. L'étude de Vaughan est fondée sur l'espèce *E. perotis* (SCHINZ).

### **Humérus (Fig. 8).**

L'épiphyse distale, en vue postérieure, présente un épicondyle au contour semblable chez *T. teniotis* et *T. sp.* de Céreste, avec chez le premier une apophyse externe plus soutenue, et intérieurement par rapport à celle-ci, une protubérance arrondie au lieu d'une petite crête longitudinale. La fossette de la face postérieure, aussi large, également arrondie, paraît moins profonde chez *T. teniotis*. Ce que l'on distingue, chez *T. sp.*, du condyle (*s. s.*) semble indiquer

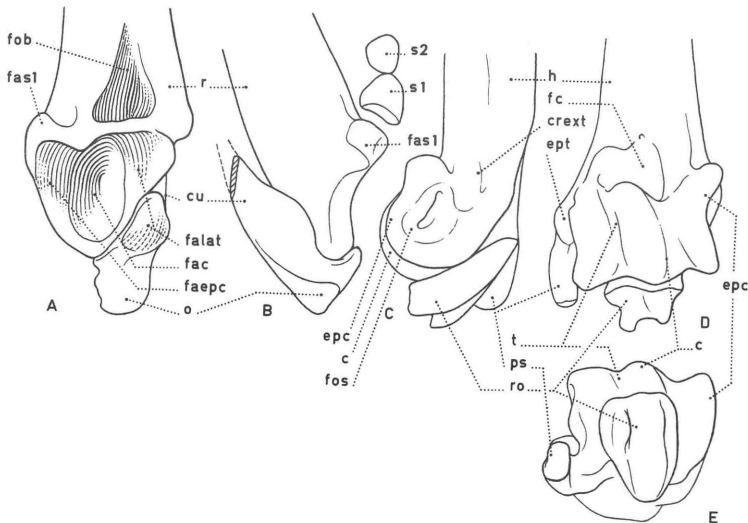


FIG. 8. — Mus. Nat. Hist. Nat. (Anat. Comp.) 1939-590 : *Tadarida teniotis*.  
Coude gauche;  $\times 6$ .

A : radius et cubitus, vue interne; B : id., vue postérieure; C : humérus, vue postérieure;  
D : id., vue externe; E : id., vue distale.

(c : condyle *s. s.*; crext : crête d'insertion des muscles extenseurs des doigts; cu : cubitus; epc : épicondyle; ept : épitrochlée; fac : facette articulaire pour le condyle (= cavité glénoïde); faepc : facette articulaire pour l'épicondyle; falat : facette articulaire pour la lèvre antérieure de la trochlée; fas1 : facette articulaire pour le sésamoïde 1; fc : fosse condylienne; fob : fosse d'insertion du tendon du biceps; fos : fossette d'insertion du muscle supinateur; h : humérus; o : olécrane; ps : processus styloïde; r : radius; ro : rotule olécranienne; s1 : sésamoïde 1 (du tendon du muscle *supinator*); s2 : sésamoïde 2 (du tendon du muscle *extensor carpi radialis brevis*); t : trochlée).

que celui-ci faisait plus nettement saillie vers l'extérieur que chez l'espèce actuelle. Une forme très semblable d'épiphyse distale se retrouve chez *Eumops* (Vaughan, *o. c.*, fig. 6, H-I). La petite crête diaphysaire issue du bord proximal de l'épicondyle y constitue le lieu d'insertion des muscles *extensores carpi radiales longus et brevis*. La fossette centrale postérieure sert à l'insertion du muscle *supinator* de l'avant-bras. Il est vraisemblable que les mêmes reliefs donnaient lieu aux mêmes insertions chez les espèces considérées ici du genre *Tadarida*.

### **Radius** (Fig. 8-9).

La diaphyse, semblablement courbe chez les deux formes, porte chez l'actuel des crêtes longitudinales délimitant des gouttières pour les tendons des muscles extenseurs des doigts et abducteurs du pouce. Mais ces crêtes n'apparaissent pas en vue postérieure, sauf celle qui forme le bord interne du corps (en position de flexion). Sur l'épiphyse proximale de *T. teniotis*, le bord proximal de la face postérieure est accompagné d'un épaississement qui le rend légèrement saillant. A l'angle interne, ce bord porte une petite surface articulaire identique à celle observée chez *T. sp.* de Céreste. Chez l'espèce actuelle, cette surface est séparée par un bord distal très convexe de la facette postérieure de la cavité articulaire du radius. En position de flexion complète de l'avant-bras, cette région vient appuyer contre le corps de l'humérus, et se situer immédiatement au-dessus et en retrait de l'apophyse supérieure externe de l'épicondyle.

Sur l'exemplaire de *T. teniotis* étudié (1939-590), une limite très nette, trace du cartilage de conjugaison, sépare l'épiphyse distale du reste de la diaphyse. En vue postérieure, l'extrémité se présente de façon semblable chez le fossile et l'actuel. Elle est accompagnée d'un processus ulnaire également développé chez l'un et l'autre. La description et la figuration données par Vaughan (*o. c.*, p. 56-57, fig. 7, B, D) montrent que la morphologie du radius chez *Eumops perotis* est pratiquement identique à celle observée chez *Tadarida*. Les figures données ici pour *T. sp.* de Céreste et surtout *T. stehlini* apportent sur ce point un complément d'illustration à son étude.

### **Cubitus** (Fig. 8).

Cet élément est nettement plus court chez l'espèce actuelle. Sur l'individu 1939-590, l'indice  $L \text{ Cubitus} \times 100 / L \text{ Radius}$  atteint 49,9 (73,83 chez *T. sp.* de Céreste). L'épiphyse proximale montre en vue postérieure une morphologie comparable chez *T. teniotis* et *T. sp.* L'olécrane semble toutefois chez le fossile plus individualisé, saillant, et arrondi. La description du cubitus donnée par Vaughan (*o. c.*, p. 58) pour *Eumops perotis* s'accorde avec les observations faites ici chez *Tadarida*, permet de compléter leur signification du point de vue fonctionnel, et peut être illustrée par les figures données pour *T. sp.* de Céreste et *T. teniotis*.

### **Sésamoïdes du coude** (Fig. 8).

Chez *T. teniotis* et *T. sp.*, la rotule olécranienne présente en vue postérieure la même forme allongée, amincie en direction proximale. La préparation

plus poussée du coude sur l'échantillon 1939-590 a montré l'existence, chez *T. teniotis* de deux petits sésamoïdes ténontogènes très comparables à ceux décrits chez *T. sp.*, et occupant une position semblable dans l'attitude de flexion. Le plus volumineux des deux comporte une petite facette articulaire distale. Dans l'extension, cet osselet semble devoir glisser contre la surface articulaire signalée à l'angle interne du bord proximal sur la face postérieure du radius. Vaughan (*o. c.*, fig. 12, A) montre en place les sésamoïdes homologues chez *Eumops perotis*, le plus volumineux inséré dans le tendon du muscle *supinator*, l'autre dans celui de l'*extensor carpi radialis brevis*.

### **Carpe** (Fig. 9).

La morphologie externe du poignet osseux a pu être étudiée, chez *T. teniotis*, après une préparation plus poussée de cette région sur le spécimen 1939-590. L'ensemble du carpe apparaît ici plus complet que sur le fossile de Céreste.

Chez *T. teniotis*, le carpien proximal radial montre ses dimensions relativement importantes, alors que cet élément n'apparaît que par sa face postérieure sur le fossile de Céreste. Cette même face présente chez l'espèce actuelle une morphologie très semblable à celle observée chez *T. sp.*

La même structure de la face postérieure du carpien proximal ulnaire se retrouve chez *T. teniotis* et *T. sp.*, mais cet os n'apparaît pas de la même façon, car il est chez le fossile partiellement dégagé de son contact avec le carpien proximal radial. La saillie anguleuse signalée dans la région interne et inférieure chez *T. sp.* vient directement sur le squelette non déformé de *T. teniotis* au contact du proximal radial et du radius.

Le trapèze, qui n'est observable que par sa large section chez *T. sp.*, montre chez l'espèce actuelle une forme assez massive et un notable développement dans la direction supéro-inférieure. Le trapézoïde présente chez *T. teniotis* la forme générale d'une lamelle disposée transversalement et plutôt verticalement dans le carpe. Sa face dorsale comporte une nette échancrure séparant deux parties renflées et ovalaires. Il semble que seul le renflement dorsal externe de ce carpien soit visible chez le fossile. Le grand os de *T. teniotis* relativement plus épais que le précédent, possède la même forme générale lamellaire et la même orientation. Sa face dorsale présente également deux extrémités renflées séparées par une échancrure, c'est-à-dire la morphologie observée chez *T. sp.*

La partie visible de la face postérieure de l'os crochu possède chez *T. teniotis* et *T. sp.* la même forme ovale et porte une semblable dépression. Il est possible d'observer chez l'actuel le prolongement externe de ce carpien — cassé sur le fossile — en une apophyse lamellaire venant en s'amincissant au contact de l'épiphyse du 4<sup>e</sup> métacarpien, et recouvrant partiellement celle du 3<sup>e</sup>.

Le carpe de *T. teniotis* comporte des éléments que ne montre pas l'échantillon de Céreste. Dans le creux palmaire se trouve l'os pisiforme (transverse *sensu* Maisonneuve, 1878), étroit et allongé. A la partie tout à fait antérieure de la face dorsale du carpien proximal radial est plaqué un petit élément discoïdal, désigné scaphoïde par Vaughan (*o. c.*, fig. 7, A), nommé précarpal par Greene (1951), et interprété par cet auteur comme une structure prépolliciale.

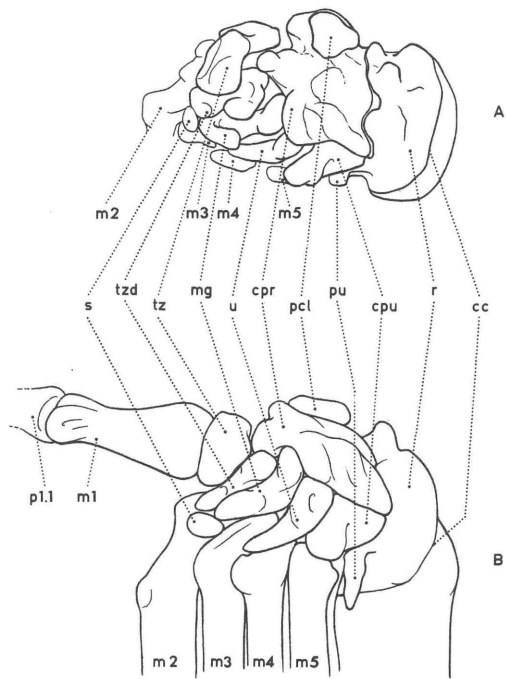


FIG. 9. — Mus. Nat. Hist. Nat. (Anat. Comp.) 1939-590 : *Tadarida teniotis*.  
Poignet gauche;  $\times 6$ .

A : vue dorsale (1<sup>er</sup> doigt enlevé); B : vue postéro-dorsale.

(cc : trace du cartilage de conjugaison; cpr : carpien proximal radial; cpu : carpien proximal ulnaire; m 1, m 2, etc. : 1<sup>er</sup> métacarpien, 2<sup>e</sup> métacarpien, etc.; mg : grand os; p 1-1 : 1<sup>re</sup> phalange du 1<sup>er</sup> doigt; pcl : précarpal; pu : processus ulnaire; r : radius; s : sésamoïde; tz : trapèze; tzd : trapézoïde; u : os crochu).

Un très petit os sésamoïde de forme oblongue, présent également chez *Eumops* (Vaughan, *o. c.*, fig. 7, C), se trouve accolé à l'extrémité externe du grand os. L'étroite ressemblance constatée entre les carpiens homologues de *T. sp.* et *T. teniotis* incite à penser que l'espèce de Céreste possédait également ces trois éléments, actuellement perdus ou inobservables. Le sésamoïde contigu du côté palmaire à l'épiphyse du 4<sup>e</sup> métacarpien, figuré par Vaughan (*l. c.*) chez *Eumops*, n'a pu être observé chez *T. teniotis*, et sa présence ne peut être vérifiée chez *T. sp.* de Céreste.

L'étude de la main chez le genre *Eumops* (Vaughan, *o. c.*, p. 58-60, fig. 7, A, C) n'est pas descriptive, n'utilise pas les observations de Greene (*o. c.*), et se borne à signaler les principales spécialisations de cette région, en insistant sur leur signification fonctionnelle. Le carpe comporte les mêmes éléments que ceux mentionnés chez *Tadarida*. La morphologie des carpiens apparaît assez semblable, d'une façon générale, à celle observée chez ce dernier genre. Leur figuration, assez schématique, les montre au demeurant

dans l'attitude d'extension, en vue palmaire et dorsale. Ces données et celles fournies ici à propos de *Tadarida*, où le carpe a dû être considéré en vue dorsale et dans l'attitude de flexion, se complètent et s'explicitent de façon réciproque. L'analyse faite par Vaughan, très générale, peut s'appliquer aussi bien au genre *Eumops* qu'au genre *Tadarida*; elle permet ainsi de saisir les modalités et particularités essentielles de fonctionnement pour le poignet du type observé chez le *Tadarida* sp. de Céreste ou chez *T. teniotis* de la nature actuelle.

### Doigts.

Au 1<sup>er</sup> doigt, le métacarpien possède chez *T. teniotis* les caractères morphologiques observés sur le fossile de Céreste. La phalange proximale est relativement plus longue chez ce dernier. Sur le 2<sup>e</sup> doigt de *T. teniotis* le métacarpien montre dans la région diaphysaire proximale un coude de même importance que celui décrit chez *T. sp.*, mais soutenu ici par une légère protubérance. Le corps de l'os présente le même amincissement progressif en direction distale. L'épiphyse proximale du 3<sup>e</sup> métacarpien possède chez l'espèce récente comme chez *T. sp.* la même forme générale de palette. De même se retrouve chez *T. teniotis* la section prismatique de la diaphyse proximale de cet élément. Sur le spécimen considéré de *T. teniotis*, dont le carpe a pu être légèrement distendu, il est possible d'observer l'épiphyse proximale du 4<sup>e</sup> métacarpien pourvue d'une petite saillie latérale en forme de bec, dirigée vers l'intérieur et engagée au-dessous et en arrière du prolongement lamellaire externe du carpien crochu. Il s'agit de la même apophyse que celle signalée par Revilliod (*l. c.*) chez l'espèce de St-Gérand *T. stehlini* et chez le molossidé récent *Molossus obscurus*. L'orientation antérieure et le rapport de cette saillie avec l'épiphyse du 3<sup>e</sup> métacarpien, indiquées par le même auteur, ne paraissent donc pas correspondre à la réalité. Sur le 5<sup>e</sup> doigt, le métacarpien présente en vue postérieure une épiphyse proximale de forme également simple chez *T. teniotis* et *T. sp.*, peut-être légèrement plus forte chez le fossile. Dans sa partie proximale et médiane, la diaphyse de cet élément montre chez *T. teniotis* une section caractéristique : la région postérieure est large, la région antérieure très comprimée transversalement.

Sur le spécimen 1939-590, l'emplacement des cartilages de conjugaison est très net aux extrémités distales des métacarpiens 2, 3, 4 et 5, et proximales des 1<sup>re</sup> et 2<sup>e</sup> phalanges des doigts 3, 4 et 5, où subsiste une structure discoïdale plane transversale, séparant la tête articulaire de la diaphyse. L'épiphyse proprement dite a dans ce cas la forme d'un petit élément cylindrique présentant une constriction annulaire plus ou moins nette. La diaphyse elle-même est nettement épaissie à son extrémité, où son diamètre maximum dépasse celui de l'épiphyse. L'os présente dans cette région un aspect fibreux. Sur le même individu, l'emplacement des cartilages de conjugaison est également visible aux extrémités distales du radius et proximale de l'humérus : il s'agit vraisemblablement d'un sujet relativement jeune. Mais il est intéressant de constater la fréquence des mêmes structures juvéniles chez les *Tadarida* tertiaires de Céreste et de St-Gérand, où elles affectent particulièrement les extrémités distales des métacarpiens du patagium et proximales de leurs phalanges.

L'hypothèse semble pouvoir être formulée d'un fonctionnement anormalement prolongé des cartilages d'accroissement de ces extrémités chez les molossidés, ou tout au moins chez certaines lignées d'entre eux.

Chez *T. teniotis*, les épiphyses considérées montrent une morphologie plutôt simple, correspondant étroitement à celle observée chez *T. sp.* de Céreste. La surface articulaire, dans son ensemble perpendiculaire à l'axe diaphysaire, présente un relief convexe et dissymétrique à l'extrémité distale des métacarpiens, un relief concave à l'extrémité proximale des 1<sup>re</sup> phalanges (ces structures sont plus accusées sur le 4<sup>e</sup> doigt), un relief pratiquement nul à celle des 2<sup>e</sup> phalanges.

Sur l'individu considéré de *T. teniotis* comme sur le fossile de Céreste, le processus d'ossification est plus avancé pour les épiphyses distales des 1<sup>re</sup> phalanges des 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> doigts : il n'y subsiste plus trace des cartilages de conjugaison. La face articulaire distale de ces extrémités possède une forme rectangulaire ou sub-rectangulaire. Les bords, et particulièrement les angles de ces épiphyses, constituent des épaisissements arrondis, tels qu'ils apparaissent chez *T. sp.* de Céreste. Chez *T. teniotis*, les épiphyses distales des 2<sup>e</sup> phalanges des doigts du patagium sont de dimensions très réduites, et ont comme chez *T. sp.* la forme de simples épaisissements; mais ces extrémités présentent toutefois chez l'espèce actuelle un net aplatissement, qui existe éventuellement mais ne peut être observé sur le fossile de Céreste.

Au niveau de l'articulation métacarpe - 1<sup>re</sup> phalange, le bord antérieur du 3<sup>e</sup> doigt porte deux très petits os sésamoïdes, et le 4<sup>e</sup> doigt en montre un également. Ces structures ténontogènes correspondent à celles observées sur le fossile de Céreste.

Sur le spécimen I-495 (*T. teniotis*), des phalanges cartilagineuses sont conservées aux extrémités des 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> doigts, alors que le spécimen 1939-590 n'a gardé que celle du 3<sup>e</sup> doigt de la main droite. Il s'agit d'éléments allongés mais nettement plus petits que les phalanges osseuses distales, et d'aspect élargi et aplati par rapport à celles-ci. La structure de ces phalanges cartilagineuses ressemble donc à celle des traces observées aux extrémités des 2<sup>e</sup> et surtout 3<sup>e</sup> doigts sur l'échantillon de Céreste.

L'espèce *T. teniotis* est nettement plus grande que *T. sp.* de Céreste, mais les proportions des doigts de l'aile sur les deux échantillons considérés de l'espèce récente s'apparentent nettement à celles observées chez la forme stampienne. L'indice de vol atteint ici 78,3 (1939-590) et 78,0 (I-495). Ces valeurs très proches, et sensiblement supérieures à celle de *T. sp.* de Céreste (73,83), permettent de constater que le fossile possédait une aile légèrement plus large et plus primitive que l'espèce récente *T. teniotis*.

L'étude de la main chez *Eumops* (Vaughan, l.c.) met en évidence la signification fonctionnelle des spécialisations et particularités des doigts. Des caractéristiques morphologiques identiques se retrouvent chez *Tadarida*, impliquant une stricte appartenance des deux formes au même type fonctionnel. Les épiphyses proximales des métacarpiens du patagium présentent la même forme générale et réalisent un engrenage étroit avec les parties externes lamellaires des carpiens distaux, permettant l'extension de chaque doigt dans

un seul plan. Ni ce fait cependant, ni la légère courbure concave en direction ventrale et interne des métacarpiens 2, 3, 4 et 5 ne constituent de grandes originalités des deux genres. La longueur du 2<sup>e</sup> doigt, du même ordre chez *Tadarida* et *Eumops*, détermine la présence d'un dactylopatagium de forme semblable, court, s'arrêtant au niveau de l'articulation métacarpo-phalangienne du 3<sup>e</sup> doigt. Les deux genres possèdent une 3<sup>e</sup> phalange cartilagineuse aux 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> doigts. Par contre, il n'a pu être observé chez *T. teniotis* une connexion de l'extrémité de l'index à l'articulation précitée du majeur, structure présente chez *Eumops perotis*. La trace interprétée comme une phalange cartilagineuse à l'extrémité de l'index sur *T. sp.* de Céreste pourrait éventuellement avoir rempli ce rôle, et aurait été dans ce cas détachée *post mortem* de l'articulation considérée. Le repli dorsal des 1<sup>re</sup> phalanges des 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> doigts, permettant le pliage en accordéon de l'extrémité de l'aile, est une caractéristique familiale des molossidés, et paraît naturellement corrélative de l'acquisition chez ces chauves-souris d'un type d'aile longue et étroite. Le 5<sup>e</sup> doigt possède chez *Eumops* et *Tadarida* le même ordre de longueur relative, atteignant à peine celle du 3<sup>e</sup> métacarpien, et la même quasi-ankylose des articulations. Comme chez *T. teniotis* s'observe chez *Eumops* la même section caractéristique de la diaphyse proximale et médiane du 5<sup>e</sup> métacarpien. La présence de ce caractère n'a pu être vérifiée chez *T. sp.* de Céreste, mais a pu l'être par contre sur les 5<sup>e</sup> métacarpiens de *T. stehlini*, où l'amincissement antérieur de la section diaphysaire est cependant moins accentué que chez les formes récentes.

## CONCLUSIONS

Le genre *Tadarida* était seulement connu, jusqu'ici, depuis le Miocène inférieur. La forme de Céreste constitue de ce fait un élément nouveau dans la faune du Stampien d'Europe. Cependant, la position de ce fossile ne peut encore être précisée par rapport à des faunes de l'Oligocène provençal bien situées d'une part dans la stratigraphie régionale, et d'autre part dans l'échelle des zones de mammifères d'Europe. Les éléments paléontologiques récemment recueillis dans le bassin de Manosque-Forcalquier (Helmer et Vianey-Liaud, 1970) et les travaux en cours laissent toutefois espérer pour un avenir proche une meilleure intégration biochronologique de la faune et de la flore de Céreste, et par conséquent du fossile décrit dans le présent travail.

D'un autre côté, *Tadarida sp.* apporte un complément intéressant dans le somptueux tableau écologique brossé par Théobald (1937) du paysage lacustre oligocène de Céreste. Le molossidé y représente l'un des prédateurs de la riche faune d'insectes qui vivait alors dans ces lieux.

Il est à noter sur ce point que les molossidés tertiaires (à l'exception des rares indices signalés dans le Quercy) ont toujours été recueillis dans des terrains typiquement lacustres, ayant permis la conservation de squelettes plus ou moins entiers, ou tout au moins de pièces ostéologiques complètes : calcaire

en plaquettes de Céreste, horizon de St-Gérard, formation d'eau douce d'Anwil, travertins de Böttingen et de Randecker Maars. Ce mode de fossilisation s'oppose donc assez nettement à celui des autres chiroptères, rencontrés surtout à l'état plus fragmentaire, mais en quantité plus importante, dans les gisements de remplissage. La raison de cette différence apparaît d'ordre écologique. Les découvertes récentes semblent confirmer l'hypothèse de Revilliod (1922, p. 182) prêtant aux nyctinomes des mœurs « aquatiques ». On est en effet tenté de penser qu'un environnement de type lacustre favorisait l'existence de populations de molossidés. Mais il paraît également permis de croire que dès l'Oligocène, l'habitat de ces chauves-souris n'était pas de même type que celui des autres chiroptères, plus généralement cavernicoles semble-t-il. On dispose d'autre part pour les molossidés récents de quelques données écologiques intéressantes. Ces chiroptères, tels *Tadarida teniotis* dans les régions méditerranéennes (4), ou *Eumops perotis* dans le Sud des Etats-Unis (Vaughan, o.c.) choisissent pour gîtes diurnes d'étroites fissures ou anfractuosités de parois rocheuses, de troncs ou de branches, accessoirement de vieux édifices, où ils peuvent se glisser et se maintenir entre deux parois. Brosset (1966) rapporte notamment que certaines espèces recherchent les interstices des dalles et rochers accumulés le long des cours d'eau. Cela pourrait éventuellement favoriser la fossilisation des squelettes dans des dépôts lacustres. Le même auteur rappelle par ailleurs que les aires d'évolution nocturne des molossidés se situent le plus souvent au-dessus de terrains très dégagés, et l'espace aérien des régions lacustres s'apparente à ce type de milieu.

Il n'est pas rare que des squelettes plus ou moins complets de chiroptères, et non seulement de molossidés, aient été rencontrés dans des conditions de fossilisation évoquant celles du *Tadarida* sp. de Céreste. Pour les chauves-souris découvertes de la sorte, il faut citer comme gisements connus : en Europe, dans l'Eocène, Messel (nombreux spécimens et différentes espèces de *Palaeochiropteryx* et *Archaeonycteris*), Geiseltal (plusieurs spécimens de *Cecilionycteris prisca*) ; dans l'Oligocène, Montmartre (« *Vespertilio* » *serotinoïdes*), Aix-en-Provence (« *Vespertilio* » *aquensis*), Célas (Chiroptera indet.), Monteviale (*Archaeopteropus transiens*), Céreste (*Tadarida* sp.) ; dans le Miocène, Frankfurt a. M. (« *Palaeonycteris* » (?) *reinachi*), Böttingen (plusieurs spécimens de *Tadarida* sp.), Randecker Maars (*Tadarida* sp.) ; en Amérique du Nord, dans l'Eocène, Fossil Lake (*Icaronycteris index*), Gosiute Lake (Chiroptera indet.) ; dans l'Oligocène, Fossil, Oregon (Chiroptera indet.) ; en Amérique du Sud, dans le Pléistocène, Paraíba (plusieurs spécimens de Chiroptera indet.) (5). Un examen nouveau de certains chiroptères de ces localités, parfois fort anciennement connus, s'avère aujourd'hui nécessaire, et a été entrepris (Russell et Sigé, 1970). Dans certains cas malheureusement, des fossiles pratiquement inédits sont égarés, comme celui de Célas, jadis conservé au Musée d'Histoire Naturelle de Marseille.

(4) R. Jeantet, communication personnelle.

(5) Messel, Montmartre, Aix-en-Provence, Célas, Monteviale, Frankfurt a. M. : cf. Revilliod, 1922, p. 165-177; Geiseltal : cf. Heller, 1935; Böttingen et Randecker Maars : cf. Westphal 1959 et 1967; Fossil Lake et Gosiute Lake : cf. Jepsen, 1966; Fossil (Oregon) : cf. Brown, 1959; Paraíba : cf. Leonardos, 1924 et Travassos e Silva Santos, 1955.

Sur un tout autre plan, il faut remarquer l'étonnante stabilité morphologique que manifeste le genre *Tadarida* dans l'anatomie squelettique du membre antérieur. Cette stabilité se retrouve d'ailleurs chez d'autres genres de chiroptères, comme *Hipposideros*. Elle atteste qu'un stade d'adaptation très élevé, sinon parfait, a été atteint précocement par certains groupes de chauves-souris, et d'autre part que ces mammifères semblent avoir pu se maintenir pendant quelques dizaines de millions d'années dans des conditions écologiques identiques.

Postérieurement à son étude de 1959, Vaughan (1966) a rassemblé certaines observations se rapportant à la fonction du vol chez les molossidés, et a montré à quel point ces chiroptères étaient avancés dans l'adaptation à un type de vol particulier, sacrifiant partiellement la manœuvrabilité à la vitesse et à l'endurance, et naturellement lié aux caractéristiques écologiques de chasse dans les espaces aériens dégagés. Plusieurs caractères de détail de l'aile, relatifs à sa cambrure, l'élasticité et l'épaisseur de sa membrane, sa musculature, sa charge relative (rapport du poids du corps à la surface portante), son mode de flexion et son rôle dans la locomotion terrestre, apparaissent ainsi directement en rapport avec ses proportions particulières, c'est-à-dire sa forme relativement très longue et étroite. Grace aux fossiles de St-Gérand et désormais de Céreste, qui possédaient déjà une aile typiquement molossidienne, il est permis de penser que les *Tadarida* du Stampien et de l'Aquitaniens étaient déjà morphologiquement aptes à pratiquer le vol de type rapide et soutenu qui caractérise les molossidés actuels.

Chez *Tadarida*, les éléments homologues d'une espèce stampienne et d'une espèce actuelle se ressemblent donc fort étroitement et laissent essentiellement apparaître des différences de proportions. Celles-ci, pour légères qu'elles soient, ne sont pas totalement négligeables, et donnent l'indication de tendances évolutives du squelette de l'aile chez les molossidés. Ces tendances résident dans la réduction du cubitus, dans le développement des métacarpiens du patagium relativement au radius, et pour certaines lignées tout au moins, dans l'augmentation de l'écart de longueur entre les 3<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> doigts (indice de vol). De ce point de vue, *Tadarida* sp. de Céreste donne l'image d'une forme ancestrale éventuelle de *Tadarida stehlini* (REVILLIOD) de l'Aquitaniens de Saint-Gérand.

## REMERCIEMENTS

La gratitude de l'auteur s'adresse très sincèrement au Dr Jean Braillon : parmi tant d'autres trouvailles qu'il a généreusement fait contribuer au progrès des connaissances paléontologiques, celle du petit squelette de chauve-souris de Céreste lui est due. Il en a encouragé l'étude, et a accepté avec bienveillance de priver longtemps sa collection de ce beau spécimen.

L'accueil de M. le Professeur J. Hürzeler a rendu tout à fait agréable la comparaison de ce fossile avec le matériel de St-Gérand conservé au Naturhistorisches

Museum de Bâle. M. le Professeur J. Anthony a permis l'étude de spécimens actuels des collections du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Précieuses et amicales ont été les collaborations de M. J.-J. Jaeger en matière de traduction, de M. B. Engesser (Naturhistorisches Museum de Bâle), de M. R. Jeantet (Musée d'Histoire Naturelle de Nîmes), de M. F. Fabre (Musée d'Histoire Naturelle Longchamp, Marseille), et de M. J.-C. Ledoux (Musée Réquien d'Histoire Naturelle, Avignon), en matière de recherches bibliographiques et muséologiques.

Le manuscrit a bénéficié de l'examen attentif qu'a accepté de lui consacrer M. J. Lessertisseur (Laboratoire d'Anatomie Comparée, Muséum National d'Histoire Naturelle).

Les dessins sont dus à M. R. Rémy (Nîmes), les photographies à M. R. Simon (Paris).

## BIBLIOGRAPHIE

- AELLEN V., 1966. — Notes sur *Tadarida teniotis* (RAF.) (Mammalia, Chiroptera). I. Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. *Rev. suisse Zool.*, **73** (6) : 119-159, 5 fig., 1 pl.
- BOURLIÈRE F., 1955. — Ordre des Chiroptères : Systématique. in Grassé P.P., *Traité de Zoologie*, **17** (2) : 1806-1848.
- BROSSET A., 1966. — La biologie des Chiroptères. Masson, Paris. 240 p., 77 fig.
- BROWN R.W., 1959. — A bat and some plants from the Upper Oligocene of Oregon. *Jour. Paleont.*, **33** (1) : 125-129, 1 pl.
- DEPÉRET CH. et DOUXAMI H., 1902. — Les Vertébrés oligocènes de Pyrimont-Challonges. *Mém. Soc. pal. Suisse*, **29** : 90 p., 7 fig., 6 pl.
- DESTOMBES J.-P., 1962. — Description géologique du bassin oligocène de Manosque-Forcalquier (Luberon oriental). *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, **58** (266) : 101 p., 3 pl., 6 dépl. et 1 carte h. t.
- FILHOL H., 1879. — Etude des Mammifères fossiles de St-Gérard-le-Puy (Allier). *Bibl. Ecole Hautes Etudes*, Paris, **19** (1) : 252 p., 30 pl.
- GREENE W. E., 1951. — The development of the carpal bones in the bat. *Jour. Morphol.*, **89** : 409-422, 13 fig.
- HELLER F., 1935. — Fledermäuse aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle a. S. *Nov. Acta Leopold. Neue Folge*, **2** : 301-314, 3 pl.
- HELMER D. et VIANEY-LIAUD M., 1970. — Nouveaux gisements de Rongeurs dans l'Oligocène moyen de Provence. *C. R. somm. Soc. géol. Fr.*, **1970** (2) : 45-46.
- JEPSEN G. L., 1966. — Early Eocene Bat From Wyoming. *Science*, **154** (3754) : 1333-1339, 2 fig.
- JULLIEN R., 1969. — Interprétation des surfaces articulaires du coude des Chiroptères. *Mammalia*, **33** (4) : 659-665, 5 fig.
- LAVOCAT R., 1961. — Le gisement de Vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). Etude systématique de la Faune de Mammifères et conclusions générales. *Notes et Mém. Serv. géol. Maroc*, **155** : 121 p., 31 fig., 12 pl.
- LEONARDOS O. H., 1924. — Os Folhelhos petrolíferos do vale do Paraíba. *A Engenharia*, Rio de Janeiro. **1** (3) : 21-24.

- MAISONNEUVE P., 1878. — Traité de l'ostéologie et de la myologie du *Vespertilio murinus*. Doin, Paris. 328 p., 11 pl.
- MILLER G. S., 1907. — Families and genera of bats. *U. S. Nat. Mus.*, **57** : 282 p., 49 fig., 14 pl.
- POMEL M., 1853. — Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et de L'Allier. Baillière, Paris. 193 p.
- REVILLIOD P., 1916. — A propos de l'adaptation au vol chez les Microchiroptères. *Verhandl. naturf. Ges. Basel*, **27** : 156-183.
- REVILLIOD P., 1920. — Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires. 2. *Mém. Soc. pal. suisse*, **44** : 63-129, 46 fig., 2 pl.
- REVILLIOD P., 1922. — *Ibid.* 3. *Mém. Soc. pal. suisse*, **45** : 133-195, 24 fig., 1 pl.
- RUSSELL D. E. et SIGÉ B., 1970. — Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata*, **3** (4) : 83-182, 29 fig., 6 pl.
- SAPORTA G. de, 1891. — Recherches sur la végétation du niveau aquitain de Manosque. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **9** (2-3) : 83 p., 3 fig., 20 pl.
- SAUVAGE H. E., 1880. — Notice sur les Poissons tertiaires de Céreste (Basses-Alpes). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (3) **8** : 439-451, pl. 3 et 12.
- SCHAUB S., 1948. — *Elomeryx minor* (Depéret), ein Bothriodontine aus dem schweizerischen Aquitanien. *Eclogae geol. Helv.*, **41** (2) : 340-347, 3 fig. 1 pl.
- SIMPSON G. G., 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **85** : 350 p.
- THÉOBALD N., 1937. — Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France. Thomas, Nancy. 473 p., 17 fig., 29 pl.
- TRAVASSOS H. e DA SILVA SANTOS R., 1955. — Caracideos Fosseis da Bacia do Paraíba. *Ann. Acad. bras. Sci.*, **27** : 297-322, 4 fig., 7 pl.
- VAUGHAN T. A., 1959. — Functional morphology of three bats : *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.*, **12** (1) : 153 p., 17 fig., 4 pl.
- VAUGHAN T. A., 1966 — Morphology and Flight characteristics of molossid bats. *J. Mammal.*, **47** (2) : 249-260, 4 fig.
- VIRET J., 1929. — Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. *Ann. Univ. Lyon*, n. s. I, Sc. Méd., **47** : 328 p., 32 fig., 31 pl.
- WESTPHAL F., 1959. — Neue Wirbeltierreste (Fledermäuse, Frösche, Reptilien) aus dem obermiozänen Travertin von Böttingen (Schwäbische Alb). *Neues Jb. Geol. u. Paläont., Abh.*, **107** (3) : 341-366, Taf. 34-37.
- WESTPHAL F., 1967. — Eine Fledermaus (*Tadarida*, Chiroptera) aus dem Obermiozän des Randecker Maars (Schwäbische Alb). *Neues Jb. Geol. Paläont. Mh.*, **9** : 564-570, 5 Abb.

PLANCHE 1

*Tadarida* sp. : CB. CRT. M1 (Céreste).

Membre antérieur gauche fléchi. Vue postérieure.

1. — Vue générale; x 2.
2. — Détail : coude; env. x 4,6.
3. — Détail : poignet; env. x 4,6.

Photographies R. Simon (Paris).



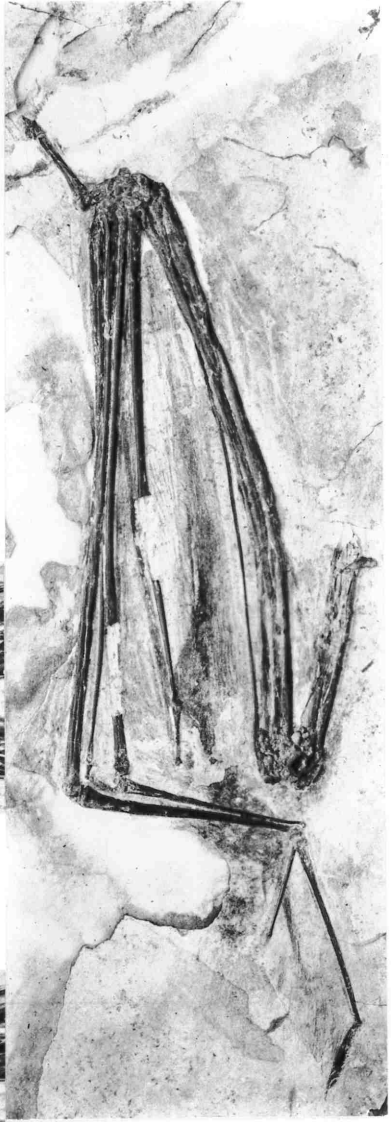
IMPRIMERIE LOUIS-JEAN

*Publications scientifiques et littéraires*

TYPO - OFFSET

05 - GAP - Téléphone 14-23 14-24

Dépôt légal 14 - 1971

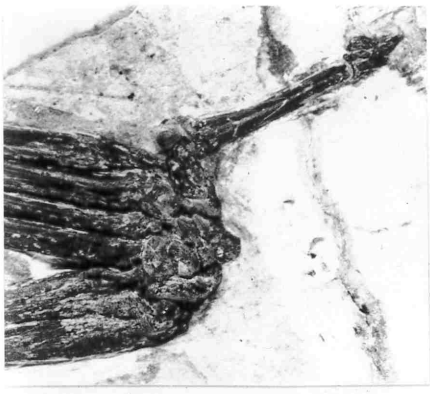
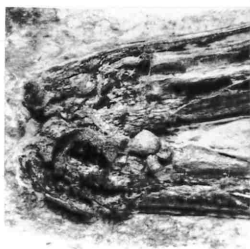


Pl.1

1



2



3